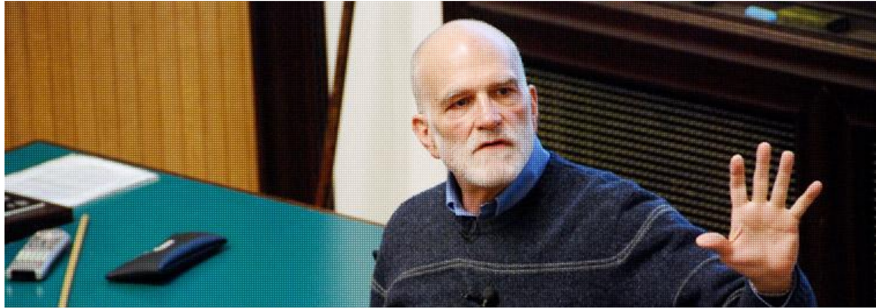
演化，生态和行为的原则

Stephen C. Stearns 教授主講

Open Yale lecture [Principles of Evolution, Ecology and Behavior]



課程

本课程为开始研读生物学和环境学的学生介绍演化，生态和行为的原则；以适合全体耶鲁大学大学部学生的形式讨论主要意念和结果。最近的进展为这些范畴注入动力，其结果的影响力已超越本身界限：这些意念、机制和进程都应成为所有生物学家和有教养公民的法宝。

Stephen C. Stearns 教授

Stephen C. Stearns 是生态及演化生物学 Edward P. Bass 教授，是生命史演化程演化医学的专家。他曾就读于耶鲁，威斯康辛和加拿大卑诗等大学。他的著作有《演化论导读 Evolution, an Introduction》、《从灭绝的边缘观看 Watching from the Edge of Extinction》以及《生命史的演化 The Evolution of Life Histories》。教授也是《卫生与疾病演化 Evolution in Health and Disease》和《性别演化及其后果 The Evolution of Sex and Its Consequences》期刊的编辑。他创办「演化生物学欧洲学会」和「热带生物学协会」，并出任会长。.

讲座列表（英语连结 Open Yale Courses 网页。）

5. 天择如何改变种群的基因成份 How Selection Changes the Genetic Composition of Population
6. 基因变异的源起和保存 The Origin and Maintenance of Genetic Variation
7. 发育对演化的重要 The Importance of Development in Evolution
8. 变异的表达：反应基准 The Expression of Variation: Reaction Norms

（三）生殖成功

9. 性的演化 The Evolution of Sex
10. 基因组冲突 Genomic Conflict
11. 生命史演化 Life History Evolution
12. 性别分配 Sex Allocation
13. 性择 Sexual Selection

（四）从微演化到宏演化

14. 物种和物种形成 Species and Speciation
15. 谱系学和系统学 Phylogeny and Systematics
16. 比较式方法：树形图，地图和性状 Comparative Methods: Trees, Maps, and Traits

（五）宏演化

17. 演化大事记 Key Events in Evolution
18. 地质剧院大事记 Major Events in the Geological Theatre
19. 化石记录和生命史 The Fossil Record and Life's History

（六）结合微演化和宏演化

20. 共同演化 Coevolution
21. 演化医学 Evolutionary Medicine

（七）演化学之外

22. 演化思想对社会科学的影响 The Impact of Evolutionary Thought on the Social Sciences
23. 科学的逻辑 The Logic of Science

（八）生态学

24. 地球的气候与生命分布 Climate and the Distribution of Life on Earth
25. 与自然环境的互动 Interactions with the Physical Environment
26. 种群增长：密度的效应 Population Growth: Density Effects
27. 种间竞争 Interspecific Competition
28. 生态群落 Ecological Communities
29. 岛屿生物地理与入侵物种 Island Biogeography and Invasive Species
30. 生态系统的能量和物质 Energy and Matter in Ecosystems

31. 为何如此多物种？影响生物多样性的因素 Why So Many Species?

（九）行为生态学

32. 个体觅食的经济决定 Economic Decisions for the Foraging Individual
33. 演化的博弈理论：战与斗 Evolutionary Game Theory: Fighting and Contests
34. 交配制度与亲子照护 Mating Systems and Parental Care
35. 另外的繁殖策略 Alternative Breeding Strategies
36. 自私与利他 Selfishness and Altruism

教科书：

Cotgreave, Peter and Irwin Forseth.《生态学入门》*Introductory Ecology*. Oxford: Blackwell Science Ltd, 2002.

Krebs, John R. and Nicholas B. Davies.《行为生态学导读》*An Introduction to Behavioral Ecology*, 3rd ed. Oxford: Blackwell Science Ltd, 1993.

Stearns, Stephen C. and Rolf Hoekstra.《演化论导读》*Evolution: An Introduction*, 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 2005.

Galapagos 群岛的网站（英语）http://cmi2.yale.edu/galapagos_public

译者的话

这门耶鲁大学开放式课程在 2009 年春季录映，每星期讲课三次，每次五十分钟。耶鲁大学网站发表教授英语授课的录像和文本。讲者以投影片为大纲，配合即场解说。

翻译录像教材，一般是翻译转录文本，制作字幕，配合授课录像播放。译者多番斟酌，认为这门课程制作中译字幕模式事倍功半，反而为自学者带来麻烦。这三十六门讲课，大多数要配合投影片；内容有图片，树形图，表格，数学方程式等等。要理解讲座，就要细看投影片。录像往往未能配合投影片的时序。即使适时抓住了，图片内容没有中译，自学者看着也是火星文。

另一难题是教授的跳跃式说话，有时解说和补充投影片大纲的内容，有时翻来覆去，有时跳过部份内容，少许部份的一些细节经考证后发觉是弄错了。

三十六讲的文本字数不少，涵盖的范围广泛，每讲的主题都可以成为独立的深入课题。教授讲课的对象是耶鲁大学的学生，有些是研究生，对这门课有根底，跳跃式讲课不成问题。中译本的读者可能没有这份功力，也可能欠缺一些基本知识，未能充份领略课程要义。

译者最后决定中译本要结合解说文本和投影片，整理一套综合教材，以投影片大纲为框架，解说文本为内容细节，图片和表格内容尽可能中译。感谢耶鲁大学应译者要求，慷慨发送投影片档案。

「生态生物学」对译者来说，是一门新学科。将心比己，尽可能罗列一些参考资料，以补充基础知识。逐字翻译口授文本，章法很乱。译文有适当调整：删去重复部份，以较详尽的投影片资料取代教授的跳跃讲话。

插图

没有注明出处的图片全取自原教材，补充图片以脚注说明出处。虽然尽可能取用开放版权的材料，无可避免要取用一些版权作品。据我了解，根据版权法的「合理使用」作教育用途原则，这是法律容许的。如有版权人认为侵权，烦请通知，自当删去。

如有能人君子认为应该制作中译字幕，又认为中译本有可取可用之处，请随意改作。这正是 Creative Commons 容许「改作」的原意。中译本未经编辑审查斧正，如有错译漏译，文责自负。指正建议请联络 self.learning.college@gmail.com。

求付费下载。署名形式为**《演化，生态和行为的原则》（开放共享中译版），译者：马景文（自学书院），2011 年。**

开放知识

在 Creative Commons（创意共享）盛行之前的年代，翻译事先要征求持有版权的原作者同意。借着互联网的发展，网络为知识传播打开方便之门。先提到**开放阅读** Open Access。学术文章以往一向在专业期刊、学报发表，一般只可以在门禁深严的高等学府图书馆看到。从投稿、同侪审查到出版要用很长时间。近年来，不少期刊、学报转用电子出版，处理过程一如纸本刊物同样严谨，与前不同的突破是越来越多期刊、学报开放给读者网上阅读。为了维持网上期刊、学报平台，稿件一经接纳，投稿人还要付费。不要把这开放制度混淆一些不良之风：出版社或编辑收钱就发表稿件，不理文章是否过关。这是学术泄渎。

开放阅读只是改变了出版形式，没有改变由来已久的传统版权制度。除合理使用和适当引文外，未经许可还是不得利用原作来衍生其他作品，例如翻译，改编等等。有关传统版权和专利权的利弊，这篇短文不能尽述。

Creative Commons

有识之士认识到开放版权对现代社会开放知识和传播知识的重要性。于是有了 Creative Commons 的开放及保留部份版权制度诞生。请参阅简介。译本以 Creative Commons 的开放版权条款发表，希望对各位自学者有所裨益，并请多多宣传。

自学书院
2011 年 4 月

Translator's Note

This Chinese translation is derived from Professor Stephen C. Stearn's lecture series *Principles of Evolution, Ecology and Behavior* published by the Yale University under a Creative Commons (CC) license.

I have done several verbatim subtitle translations but found this lecture series more appropriate for the traditional reading text format. Professor Stearn followed the outline of his PowerPoint slides and his presentation was closely associated with the slide content. Without an understanding of details contained in those charts, tables and figures, watching and learning from the video would be extremely difficult, if not impossible, for readers whose proficiency in this subject is not up to par with the Yale students to whom this lecture series is intened.

I am grateful that Yale, upon request, has generously passed on the full slide set, making it possible to prepare this derived 'book'. I expect most of my readers are not as learned as the intended Yale students and have therefore supplemented with content drawn from the internet. These 'outside' sources are indicated by footnotes. While I try hard to confine to use open materials, mostly from Wikipedia, it is inevitable that I would have to use some 'copyright' items. My understanding is that attributed reference for educational purpose is allowable under the 'fair use' exemption rule of most copyright legislations. Still, if any copyright holder feel his or her right be infringed, I should be happy to delete the item in question, should I be notified by email.

Self Learning College
April, 2011

Email
self.learning.college@gmail.com

第一讲：演化的本质：天择、继承和历史

生物演化[1]有两大意念。其一是关于这进程如何发生，称为「**微演化** microevolution」。这是现在进行中的演化。你的身体正在演化。每一公克粪便的细菌数目有 10 的 13 次方，内里的变种足以涵盖整个细菌基因组。每一次马桶冲水，就冲走了基因组的整套新资讯。这些事经常发生。

另一重要主题是「**宏演化** macroevolution」。宏演化过程创造了历史，历史限制了过程。这过程已经有三十八亿年，创造了有独特事件的历史。历史上以前发生的事物局限了现在发生的微演化。

演化其中一项微妙事物是有许多不同比例。妻子时常对我生气。她问：「那是在什么时候发生的？」我说：「不是很久之前，大概两千万年前。」演化生物学家就是这样，经常出入地质时间。我们首先检视微演化的过程。这是基础。这真正创造了模型。宏演化的模型也是十分重要，因为这记录了地球生命的历史，又局限了现在的过程。

课程的演化部份有两课入门讲座。其后六个讲座谈到微演化原则。之后五个讲座谈到生物如何设计以争取生殖成功。题材包括有性生殖的选择，甄选配偶和类似题目。一般我在情人节讲授有性生殖的选择。

之后学习宏演化原则。这是关于物种形成，以及生物学家利用这来分析生命树理解和推论地球生命史。然后我们看看历史，看看历史大事：化石和生物的多样性以及一些生命组织的抽象原理。分析地球生命史，要用到以上的一切。

在春季假期之前，我们用两种方法结合微演化和宏演化。第一种方法是共同演化，微演化和宏演化走在一起。第二种方法是演化医学，要利用以上两种思维才真正理解疾病和人体的设计。

演化的意念

演化这意念从何而来？意念多的是。可以回溯到阿里士多德思想有演化的思维成份。但演化确然是十九世纪的意念。要知道这如何发展，就要回到 1790 或 1800 年，启蒙世纪的末期。

在那时代，如果请教有西方文化教养的人士：世界有多老？他们会说：「几千年了。」若是问：「地球的物种从何而来？」他们会回答万物创造时就是这样，永不改变。若是问：「物种曾否有灭绝？」他们会说：「没有。以前创造的万物全都存活，可以在地球某处找到。」

Alexander von Humboldt 是启蒙时代的人物，他出发往南美洲探险，以为会在委内瑞拉 Tepuis 之巅找到法国人在巴黎盆地掘出的奇怪化石。他真的以为有失落的世界。柯南道尔后来为此写了一本小说。这些人物以为去到委内瑞拉或刚果，可能遇上雷龙。当时他们有这些想法。

[1] 译注：开章明义，交待主要术语的译文。Evolution 是「演化」或「演化」或「天演」？参详网上许多讨论文章，本译文选「演化」。Microevolution / macroevolution 的中译也没有统一，有「微／小／微观」演化—「巨／广／大／宏／宏观」演化，还有「单一物种」演化—「宏观」演化。本译文选「微演化」和「宏演化」。

他们认为适应是因为神的干预，不认为有自然过程可以产生一如眼睛这样有精美设计的事物。我们现在知道眼睛的设计实在很差劲，但他们看来很不错。在座各位知道为何眼睛是设计不良？眼睛有什么出错？眼睛有盲点。视网膜前端有神经和血管，光穿透神经和血管传到视网膜。章鱼有更好的眼睛。



地球是极为古老。﹏Charles Lyell (1830-33)

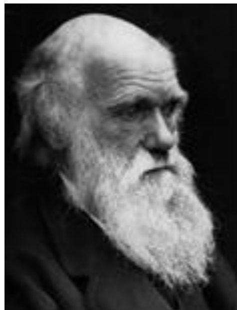
当达尔文在 1859 年发表他的著作时，人们以为世界是极为古老，但不能确定有多古老。我们现在知道是四十五亿年。但当时人们假设海洋不断有盐流入，又没有被埋藏在一些地方（其实是有的），根据山的侵蚀和海洋的含盐度，算出〔地球年龄〕有千百万年。没有上亿，他们算到的只有千百万年。



化石是已灭绝的物种﹏Georges Cuvier 男爵 (1807-32)

现有物种是共同祖先的后代，同源学可以推论彼此的关系。﹏Etienne Geoffroy St. Hilaire（1830 年与 Cuvier 辩论）

人们知道化石可能是已灭绝的物种。这是 Cuvier 的贡献。他在巴黎盆地找到哺乳动物化石。Geoffrey Saint-Hilaire 和 Cuvier 有一场关于同源异体的大论战，当时是 1830 年。整个欧洲很多人关心论战，这在当时是极为重要的智力题目，是关于同源异体。Saint-Hillaire 的基本意念：既然人类的手有五根手指，蝙蝠的翼也有五根手指，鼠海豚的鳍也有五根刺，这指出有五根手指的都是源于同一祖先，所以互有关连。



适应是因为天择产生。﹏达尔文 Charles Darwin（1838 年笔记，1858 年发表文章，1859 年书籍发表）

那是在 1830 年，在达尔文出版他的著作之前。当然现在我们意识到适应是因为天择，这是达尔文教晓我们的，我略述 1838 至 1859 年间他的经历。这是任何书本关乎生命本质最重要的意念，因此也关乎人类的情况；我郑重建议你把握机会看一遍《物种起源》。达尔文实在是不错的作家。这是维多利亚时代的散文，像在看狄更斯。但这是好货色，文笔流畅。

他是如何有此成就？达尔文是中途退学的医科学生。去了爱丁堡，不喜欢医学院，喜爱甲虫；这位二十二岁的年青人因为这份热情，被众人认为是博物学家。英国海军部派遣 Fitzroy 环绕地球航行，制作海事地图，认为达尔文是不错的小伙子，邀请他上船。

达尔文出发时，不比各位年长，可能比在座一些人还年青一些。他才二十二岁。他想知道物种是如何形成。他为自己定下目标。他有雄心壮志。他定下清晰目标。目标是要解答生物学当时最迫切的问题：物种从何而来？

达尔文受到发现地质时间的地质学家 Charles Lyell 刺激 这说服达尔文是有足够时间让物种形成。他在阿根廷停留。在河边看见庞大的犰狳化石，在同一河岸他见到这一代的犰狳走动，活生生的走在化石上面。两者看来是类似，但不是同一模样。所以是有些关连。

他在智利骑马走上安第斯山脉，见到海洋化石被抬到海拔几千尺，明显是有一些动力过程把这些海洋化石抬高。他还不知道有大陆飘移，但这里有化石。

在 Valparaiso 港口，他见到他们到达前刚发生的地震余威。地震很强烈，可能和最近导致印尼大海啸的地震同等强度，可能是 8.5, 8.6 级的地震，可能令海港上升达五十英呎。因此他开始看到世界是动态的。事物不是必然和以前一样。



[2] [3]



然后他去了 Galapagos。达尔文留意到不同岛屿上的嘲鶇[4]各有不同。如果你去 Galapagos 群岛，若是在 Espanola 登陆，嘲鶇想要你的水，跳到你的头上或膝盖想抢走你的水。但事实上不同岛屿上的嘲鶇外形也稍有不同。达尔文留意到。

（上图是达尔文搜集的的嘲鶇标本，现藏于英国伦敦博物馆。他留意到带白色的翅膀，胸前的暗黑点有着微妙的差异。这启发了达尔文踏上追寻物种起源的科学研究。）[5]


[6] [7]

海洋鬣蜥蜴

---

[2] http://blog.sina.com.cn/s/blog_4a6771dd0100j2j7.html

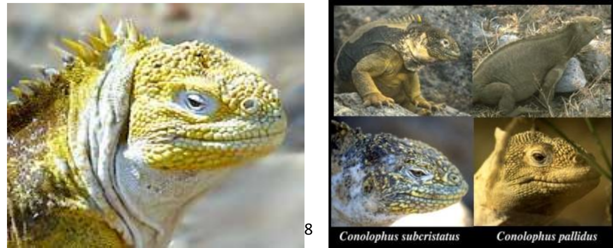
[3] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/a/ae/Darwin's_finches_by_Gould.jpg

[4] 颇多文章以「达尔文朱雀 Darwin's finches」笼统概述达尔文在岛上看见的小鸟。Finch 可以是普通用词「小鸟」，也可以是严谨术语：雀科的朱雀。教授原文的投影片强调达尔文看到的是嘲鶇 mockingbirds，不是朱雀 finches！引证英国报章对展览标本的报导，可见确实是嘲鶇。

[5] http://www.guardian.co.uk/science/2008/nov/14/evolution-charles-darwin

[6] http://doc.cnnas.com/national-geographic/2002/02/galapagos-marine-iguana-523619-sw.jpg

[7] http://places.mongabay.com/south_america/marine_iguana_beach.jpg



[8] [9]

陆地鬣蜥蜴

他也留意到多种海洋鬣蜥蜴看来稍有不同，陆地鬣蜥蜴也看来不同。有趣的是他没有留意到雀科小鸟的差异。他回到英格兰，把藏品交给大英博物馆。博物馆的鸟类学者对达尔文说：「你是否知道这些岛屿的雀科小鸟是不同的？」他才醒悟到如果把中美洲的移民带到孤岛，很快就积累许多差异。

他在船上四年后回到伦敦。他有晕船毛病，以后也没有再航海。在船上四年，他不想出海了。他和船长 Fitzroy 也有一些过节，但主要是他在小猎犬号时肠胃不好。

他读到马尔彻斯牧师的人口论，著作是在 1798 年出版。基本上马尔彻斯认为人口以倍数增加，但农业只是以线性增长。因此人口必然会耗尽资源。达尔文被说服所有生物都为资源而竞争，这是无可避免的情况。他很清楚生殖是如何有力令人口倍增。稍后在课程的生态部份再讨论。

我们现在知道生物竞争主要不是为了食物资源，而是为了千方百计把本身基因传给下一代。因此雄性为争取伴侣而竞争。竞争也可能是为了筑巢的地盘，为食物，和许多其他的事。但无论如何这指导了达尔文的思想。他写下**天择** natural selection[10]的意念。他是在 1838 年想到的，写下笔记。

一分钟说完「天择」，使人误解这是简单意念，因为机制看来是如此简单，但影响深远。达尔文理解这些影响。他没有即时发表。他做了其他事情，用了五、六年研究蔓足类海产甲壳动物。他写下很多对事物的意念，但与天择无关。直至 1858 年，年青的英国博物学家 Alfred Russel Wallace 来函才唤醒了他。Wallace 在印尼被疟疾折磨时想到同一意念。

Wallace 知道达尔文一直思考这些事物，写信给达尔文。当其时达尔文这位英国绅士要决定：一则是有礼貌让 Wallace 独领风骚，一则是开诚布公他早已有这意念，一如他的同行所知。最后决定是两人联合发表。

耶鲁大学图书馆有 1858 年林奈学会的《生物学期刊》，可以见到 Wallace 和达尔文两篇文章并列，陈述天择的意念（参见〈达尔文–华莱士初论物种起源〉中译本）。达尔文赶忙把他的著作

---

[8] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/87/Land_Iguana.jpg

[9] http://people.rit.edu/rhrsbi/GalapagosPages/Pictures/Reptiles/LandIguanas.jpeg

[10] Natural selection 天择，或译为「自然选择」。「自然选择」在中文可以有较广泛的意思和应用。「天择」一词独特，没有别的用处。

出版。他写作时，著作可能有 1,200 页，他发表了 350 页的撮要，书名是《物种起源》。第一天已经卖得很好，售出六千册，之后从没有绝版。



这是「小猎犬号 HMS Beagle」。达尔文睡在船长室的吊床，在船的后半部，摇晃得很厉害。这就是我想谈到演化这意念的主要内容。

我想让大家感受到，像各位一样的青年人知道有深层问题，走出去世界，恰好有幸在受到激励的特别环境，得出改变世界的意念。没有理由这不会再发生。（参见《达尔文自传》中译本。）

简介微演化和宏演化

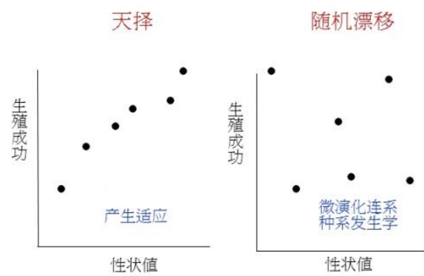
性状天择：必要的条件
(1) 生殖成功的差异。
(2) 性状的差异。
(3) 生殖成功与性状不是没有相互关系。
(4) 性状的状态可以遗传。
有疑问时，应重新审视这些基本条件。

种群中有不同的生殖成功，是什么意思？在座各位是独生子女的请举手。有五、六位。有多少是来自两孩家庭？很多。三孩家庭？有几位。四孩家庭？有几位，但少于独生子女。那一位是五孩家庭的？有一两位。六孩？没有。若然在十九世纪，这一刻还会有很多人举手。

刚才所见是课室内以家庭单位代表生殖成功的差异。生殖成功的差异，基本意思是不同家庭的不同子女人数，或是不同个体的不同子女人数。性状也有一些差异。

有多少人是不够 5 呎 5 吋？有多少人是 5 呎 5 吋至 6 呎之间？有多少人是 6 呎以上？这课室内各人的高度有很多差异。生殖成功有很多差异，高度有很多差异。生殖成功与这性状的相互关系应该不是零。对这性状有一些研究。原来较高的男人有较多子女。我不知道这是否美国职业篮球的效应，或是在许多社会也是如此。因此生殖成功和性状的相互关系不是零。这性状必然是可以遗传。人类的高度遗传可能性约为 80%。因此高度的天择全部条件都在这课室。各位将来生儿育女情况就是如此。

因此若然你思考演化是否影响种群，温习这些基本条件。若是违反以上四点任何一点，可以停止天择。如生殖成功没有差异，例如终生一夫一妻制加上一孩政策，生殖成功没有差异，因为每人只有一个孩子；当然有些人没有子女，这是最接近「没有差异」的情况。



如性状是五根手指；很少人有六根手指；有一些「六指琴魔」[11]，但很少。若然生殖成功与这性状的相互关系是零，结果是中性演化，事情只是自由发展。如性状不能遗传，或是没有基因成份，那就不会演化。

因此天择不是必然会发生。只有在某些条件下才会发生。左图可见：性状有差异，生殖成功有差异，两者有相互关系：天择把性状推向右边。

看右图：性状有差异，生殖成功有差异，但两者没有相互关系，那就有了**随机漂移** random drift，情况回然不同。这情况导致适应，导致大家熟悉的奇妙生物学。于是有了（细胞核）减数分裂；于是大家有了眼睛；于是大家有了脑袋。威力无比。

右边的情况是随机漂移，把微演化连结系统发育；让我们从 DNA 序列的差异去推论历史。这说法暂且很难理解。这一刻不要期望浅白易明。两三课后我会详细说明我们需要漂移过程才产生大规模的规律性，给出宏演化的时间和关系。

因此两者都是由生殖成功差异所推动。差别在于基因或性状的差异，与生殖成功差异是否有相互关系。

如天择是强而有力，可以得出颇为奇妙的事物。有不同例子说明**适应** adaptation。切叶蚁是世上第一批农夫，在五亿年前驯养一种霉菌，之后一直培育。深海玻璃海绵纲动物的精密形态，高效从水中滤出物体；鲨鱼躯体的设计等等都是「适应」的例子。



蝙蝠回声定位：强力天择的结果

蝙蝠也是例子。我还是耶鲁学生时，在这座大厦研究蝙蝠。许多蝙蝠是食虫动物，在漆黑晚上猎食飞蛾。它们利用声纳。蝙蝠体重只有约 50 至 100 公克，发出的声音一如你在 Metallica 音乐会站在主音结他的扩音器旁边，好吧？或是波音 747 起飞一样响亮，这小动物发出难以置信的巨响。有 130 分贝。

[11] 古老的港版武侠小说，绝无歧视之意。

因为声音的强度和振幅是随着距离的平方而减弱，蝙蝠能够侦测飞蛾反弹的回声，可以在二十英呎距离收到回声。飞蛾反弹的回声减弱了约百万份之一，时间延迟约一至二毫秒。想象大叫一声「呜」，几毫秒后听到「的」一声，还不会把自己变聋。



这就是精密。蝙蝠耳朵有全部生理机能可以听到传回来的回声，可以实际上辨别是毛茸飞蛾或是平滑甲虫。飞蛾有各种适应避开蝙蝠。飞蛾听得到蝙蝠。蝙蝠在游戈，飞蛾听得到。飞蛾拼命的朝地面快速下降，蝙蝠俯冲而下。飞蛾的耳朵有一种螨。大家可以理解小螨的难题。飞蛾被擒，小螨也没命。

小螨的解决办法？只生活在一只耳朵。在飞蛾在耳朵找寻螨，必然发现它们全躲在一只耳朵。这样飞蛾有一只可以听到蝙蝠的耳朵。生物学有很多这些奇事。[12]



会捕鱼的兔唇蝠能够侦察水面的涟漪，俯冲而下用后腿抓鱼；可以侦察到突出水面 0.1 毫米，直径 0.1 毫米的线状物体。[13]

约四年前在阿玛逊，妻子和我在湖上黄昏泛舟。天色渐晚。翠鸟整天在湖中捕鱼觅食；白天湖水有许多鱼类需要的食物，但鱼怕鸟。随着天色变暗，翠鸟不可以狩猎，整个湖面都是抢吃食物的鱼类。

它们计时精密，知道天色转暗到什么程度才安全。鱼儿就上来觅食。日落后不久这一刻，蝙蝠隼[14]还停留在湖的四周。可以见到蝙蝠隼在树干坐立，起飞。鱼儿开始觅食十五分钟后，天色昏暗，蝙蝠隼不能再狩猎，这时兔唇蝠出动，几百只蝙蝠满铺水面，就在我们一公尺外捕鱼。

这故事有几点我想提及。其一是整个群体都精密适应。成员都知道是什么一回事，有什么风险，有什么代价和利益。另一点是我从通识教育学懂很多；在阿玛逊河泛舟，蝙蝠在一公尺外出现，我的人生变得丰富，因为我等待这一刻四十年了。我在耶鲁的课程听过。我知道这吻合我所知道的适应；我能够目睹是多么高兴。

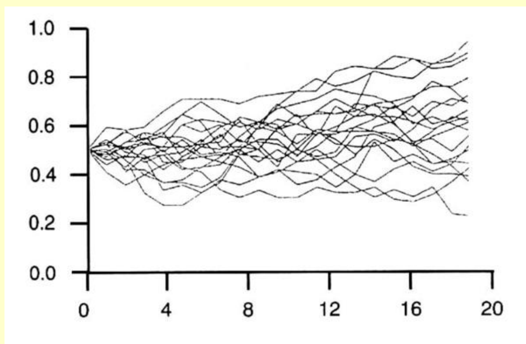
适应，令人印象深刻。怪人会喜欢漂移。我也有怪人的一面啊！漂移在形态或美观方面不是很美丽，这是数学上的美丽事物。当生殖成功和性状的差异没有相互关系，就有漂移发生，导致这样的模式。

[12] http://entomophily.files.wordpress.com/2010/10/moth_ear_mites.jpg

[13] http://t1.gstatic.com/images?q=tbn:ANd9GcQFVhSp-TT2CW2GImxa-P4fpAeiHNNpPo6U5J4CFLxcgaU5dwQW

[14] bat falcons 蝙蝠隼是鸟类，不是蝙蝠

中性性状的随机漂移



选择性的中性性状漂移。1.0 和 0.0 是吸收状态。

20 次模拟，维持 20 世代。全都以频率 0.50 开始。

开始时有二十个种群，各自的基因频率是 0.5，假设**减数分裂** meiosis 像抛硬币一样的随机，让差异和生殖成功自然发生，让这些种群繁衍二十世代，可以看到的最终结果会一如图片的可能分布。开始时全都是 0.5，然后变得杂乱无章。

这是漂移过程的影像，如任一种群的基因频率上升至 1，或下降至 0，过程会停止，因为这些过程是吸收状态。如频率变成 1，大家都有了，不可能有改变；如频率变 0，大家都没有，也不可能有改变。这就是所谓吸收状态。

谈谈**初步近似** first approximation：整体生物的性状都是天择的产品。可能不是在最近，但一般在生命史的某一时刻，天择塑造和设计了整体生物的性状。在初步近似，漂移塑造了许多基因序列。整体生物的设计和杂乱的基因组有很多例外。

一些基因序列有清晰的选择值。这方面有很多文献。撰写基因组选择标记的论文，或是如何甄别基因组那一部份最近被选，可以找到很多资料。整体生物的性状有一些是没有表面的选择値；例如下巴。

下巴实际上是经历发育演化的结果：大猩猩或黑猩猩的下巴突出，变得扁平；因此我们的垂直面颊比黑猩猩或大猩猩扁平。因为向后移的缘故；以前已经存在但被遮掩的东西于是突显出来。这是下巴的由来。这不是说下巴是经选择的。现在可能是在形成之后，可能涉及一些性选的选择。但肯定原先形成的发育过程不必然是因为适应，可能只是基本上口部以上一些持续过程的副产品。

微演化

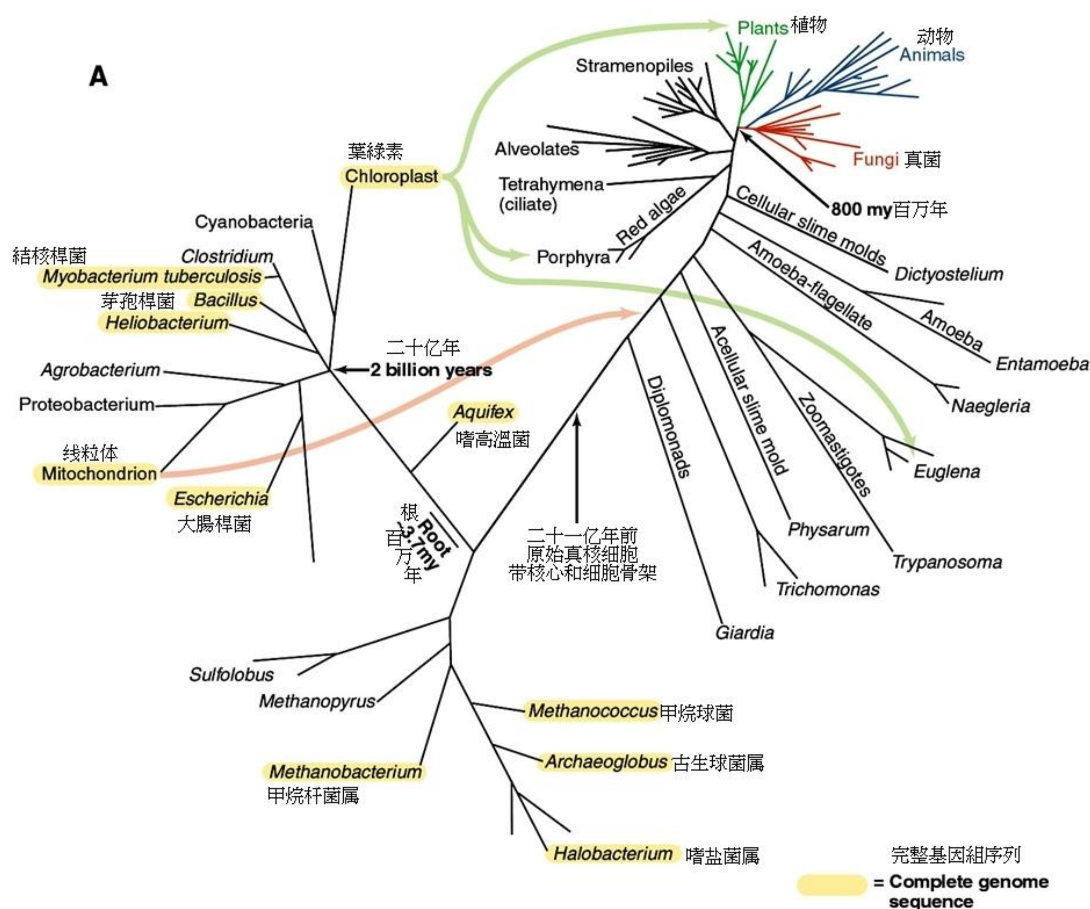
微演化＝天择＋漂移 天择由生殖成功的差异所推动。 选择施加于性状的强度，是以性状差异与生殖成功差异的相互关系计量。 当生殖成功与性状没有相互关系时，性状没有系统性改变。 这不是说性状没有改变，性状的漂移是不能预测。

微演化的主题是天择和漂移。生殖成功的差异推动天择。计量选择的强度是性状差异与生殖成功的相互关系。没有相互关系，就没有系统性的改变，然后事物漂移。

宏演化

谈谈宏演化：大规模过程，大事件。有人问你：「**宏演化**这华丽词语有什么意思？」基本答案是这样。世上有生命树。地球每一东西都有共同的源头。每一东西与其他有关连，可能除了病毒。病毒的基因组太细微以致我们不能下定论。树干点是物种形成事件：新物种在这时刻形成。

历史有重大主要事件的痕迹。曾经有大规模灭绝。曾经有陨石撞击。生命讯息结构的组织曾经有重大改变，时间轴上是各门生物学学科。生物学的不同部份就是研究这过程的不同部份。

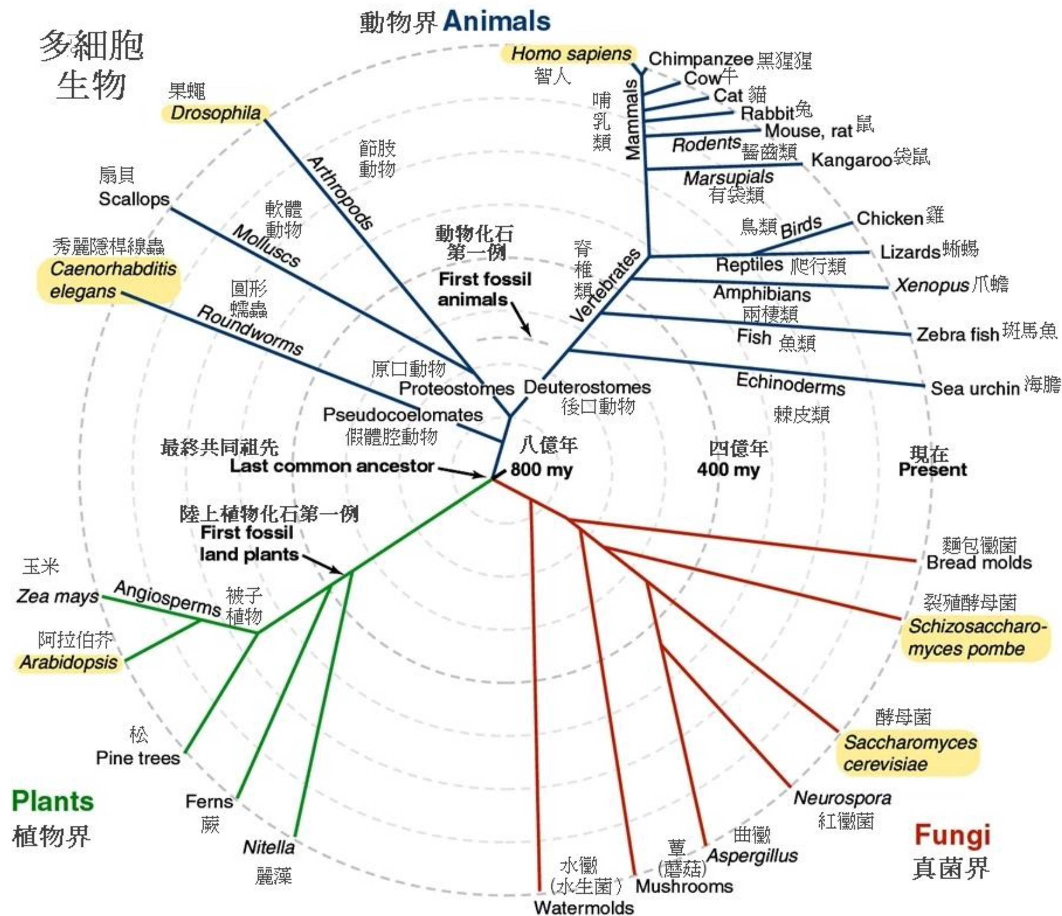


生命树[15]看来是这样的。这是一株大树。在这个比例，看到生命的三域[16]：**真细菌** bacteria、**古细菌** archaea 和**真核生物** eukaryotes，根部约为三十七亿年。在某一刻，一个紫色细菌走进了真核生物，变成**线粒体** mitochondrion；在另一刻，蓝绿细菌三次进入不同演化系，变成叶绿素。

---

[15]生命树 Tree of Life 亦称「演化树」或「种系发生树」，有很多不同表达的形式和版本。

[16] 传统的生物分类阶层，从大到小分为：界 Kingdom，纲 Phylum，目 Class，科 Order，属 Genus，种 Species。Kingdom 一词最初的中译是「界」。这分类法的制定不断改变。林奈在 1735 年只提出动物和植物两界 Kingdom。近代学者提出在**界**之上有**域** Domain；**域**和**界**的分类又有重叠，加上中译没有统一和更新：于是 Domain 可作**域**或**界**，而 Kingdom 可作**界**或**门**，非常混淆。这门课程的译文采用「域–>界–>纲–>目–>科–>属–>种」的阶层称号。



这是大比例图表。这宇宙中最重要的智人，高高在上，在小树枝上。放大这部份，只是看看多细胞生物。多细胞生物似乎在八至十亿年前形成。

这是本校「分子，细胞及发育生物学系」Tom Pollard 约在五年前制作的，当时黄色部份的基因组已全部排序。现在有数以百计的基因组已完成排序。在生命的最初二十亿年，大多数动作都是因为基底辐射。然后是真细菌、古细菌和真核生物祖先，单细胞事物。在这比例，人类（智人）只是小枝干的尖端，而共生事件把线粒体和叶绿素带入真核细胞。

这是大家关于本身的一些有趣事情。人类是基因组的群体，不是单一基因组；体内有线粒体。主题：以前发生的物种形成事件，尤其是在过去十亿年，已经创造了生命树描述地球各样东西的关系。

生物谱系学（种系发生学）phylogenetics 是有系统的生物学，研究这些关系，以推论生命的历史。如何推论生命树，是真正深层的问题。生物额上没有条形码说明与谁有关连，要猜测谁与谁有关连。明白这些关系，就知道历史，因为历史是由关系定义。

我们研究关于历史的假说，测试这些假说的高下，试图找出最符合已知数据的那一个。这给出历史框架方便解读以往发生的事情。以前曾发生重大事件。以下略为简述。

生命史的重大事件	
生命	3900-3600 百万年前
真核生物及（细胞核）减数分裂	2500-1600 百万年前
多细胞体	100-600 百万年前
主要动物体躯决定	570-540 百万年前
二迭纪大规模灭绝	250 百万年前
被子植物辐射适应	135-65 百万年前
白垩纪大规模灭绝	65 百万年前
我们知晓的语言	0.06 百万年前
书写	0.006 百万年前
乐与怒／电脑	0.00005 百万年前

生命形成于约三十六至三十九亿年之前，而且似乎形成得相当快。在陨石撞击之后，地球表面冷却让水凝固为液体存在地球表面，大约在一亿年后，生命可能很快就形成。可以论证的是在第一百世代之内，出现了第一代的寄生虫。事情发生得很快。

之后是真核生物和〔细胞核〕减数分裂[17]（生物学家是这样形容有组织的有性繁殖），发生在十五至二十五亿年之前；十亿年前有了多细胞体，我们有了种系发生。除了水母和几个近亲，似乎在五亿五千万年前动物开始形成体躯决定。

地球的生命在二迭纪大规模灭绝事件几乎丧失殆尽。这似乎是因为海洋中毒而发生。放射状花朵出现在六千五百万至一亿三千五百万年之前。

语言是重要的，因为有了语言，世代之间有独立的资讯传播，文化传播大概是六至十万年前，当时至少有句法和复杂的资讯储存。文字只有六千年的历史。当然，重要的东西都是近期的。

这就是生命观：从细菌到恐龙，到乐与怒；全都可利用演化原则来研究。生物学的学科如何映照这一切？

[17] Meiosis 减数分裂，又称成熟分裂，是生物细胞核分裂的主要机制之一，是指有性生殖生物性成熟以后，性腺中的性原细胞经分裂形成配子（动物）或性孢子（植物）的过程。在减数分裂过程中，一个双倍体核（具有两套染色体的核）先后经历同源染色体和复制染色体等连续两次分裂。染色体数目的（每个有一套染色体）结合形成合子时的数目加倍现象。通过减数分裂使亲代与子代之间的染色体数目保持恒定，保证了物种的相对稳定性；另外在减数分裂过程中，发生非同源染色体的重新组合，以及同源染色体间的部分交换，从而使配子的遗传基础多样化，这就为生物的变异及其对环境条件的适应性提供了重要的物质基础。因此，减数分裂是生物有性生殖的基础，是生物遗传、生物进化和生物多样性的重要基础保证。（录自维基百科）

生物学时序：各学科如何约略映照古生物学时段	
微生物学及生物化学	3900-1600 百万年前
基因学及细胞生物学	2500-1600 百万年前
发育生物学及一般生理学	1000-540 百万年前
神经生物学	600-0 百万年前
行为学	600-0 百万年前
人类学	15-0 百万年前
演化学	3900-0 百万年前

微生物学与生物化学试图研究全体生命共有的东西，例如细菌中的化学作用与人类肝脏的化学作用相同；这大概有十五至四十亿年的历史。遗传学和细胞生物学，颇大程度上研究减数分裂。还有细菌遗传学，而真核生物遗传学研究十五亿年前的东西。发育生物学和普通生理学是研究多细胞体的学系，对象是多细胞生物。这些只在十亿年前形成。神经生物学研究复杂的神经系统，例如「头向集中 cephalization」，这是有五至六亿年历史的现象。行为学大致相同。班上有几位人类学家，研究在过去一千五百至二千万年在「人类」枝干衍生的东西。

这一次讲座的主要概念：生物学有两种解释。其一是最近似或装置性问题，答案来自研究分子和较大的结构如何运作。这都是物理和化学的基本问题。其二是最终或演化问题，是关于事物为何存在，为何是如此设计；答案来自天择或历史，最好办法是利用和结合两方面的解释。

生物学有别于物理学和化学，是因为天择。物理学和化学的教科书找不到这原则。这其实是一般性原则，随适用于生物学，也实际上适用于其他事物，并不限于物理学和化学。生物学有一个模式，把生物学与地质学和天文学结合，这就是历史。因此演化生物学有历史思想这一重要元素，以及较为抽象的天择行动，为了生殖成功而设计生物，以及塑造改变和基因频率。

生命最令人惊奇的一件事

生命与非生命延续。通过自然过程，生命源自非生命物质。我们的基因讯息沿着继承的路线追溯到生命之源，在这一点与无机物质合为一体。

讲座终结前，我要告诉各位惊讶的事。我不可能每一课都有些惊讶的事告知大家。教授生物学入门课程，有幸的是提出一些以后不再讨论的大事。这是其中之一：我们与非生命接续。

我会这样说服大家。想起你的母亲，想起她的母亲，想起她母亲的母亲。我希望你像是做数学题的推论求证，沿着这过程一直向后推。让这过程继续，随着时间往后退。现在加快。回到一千万年之前，一亿年之前，十亿年之前。最终回到三十九亿年之前。在这三十九亿年的过程中一直有「母亲」。在三十九亿年前，奇事发生了。你超越了生命的起源，再没有母亲了。这一刻你是和非生物有关连。

这即是说，生命树不仅把人类连系地球的所有生物，生命之源也把人类连系到整个宇宙。这是深层次思想。人体内每一元素比铁较重，人体需要很多这些元素；每一元素都是在超新星中合成。地球是超新星物料的二手循环再用，构成人体的材料是在最重要过程中所使用的材料。

演化生物学带给大家的愿景，不仅只是如何实际思考和分析生物学的「如何」和「为何」，也是关于人类景况较为普及的陈述。希望你有时间反思后者。下一节课是遗传学基础。



第二讲：遗传传播的基础

这一讲从这张婴儿相片开始。网络是如此伟大。你可以从网上下载好看的图片。

一开始向大家提出一个问题。Jill 和 John 想要小孩。Jill 有蓝眼睛，而 John 有褐眼睛。Jill 的其他男友都有蓝眼睛。婴儿有蓝眼睛。John 应否担心？John 有褐色眼睛，宝宝有蓝眼睛，John 应否担心？



Jill



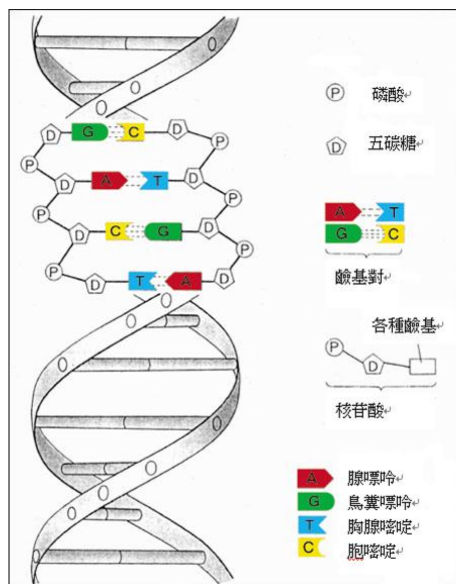
Jack



可能有问题的宝宝

可以假设蓝眼睛比棕色有优势，这大致上是正确的。但实际情况是较为复杂。John 来自一个岛屿，百分之一人口有蓝眼睛。所以说，根据表面证据，也许 John 应该担心。

只是根据遗传学，不是基于行为或谣言等等，他应该有多担心？稍后讨论。我开始就这样做，只是想指出有一些有趣的事情触及我们的日常生活。



接下来尽可能多谈谈遗传学。有一些内容可能大家已经非常熟悉。自 1945 年以来，我们知道遗传物质是脱氧核糖核酸 nucleotides [18]。自 1953 年以来，已经知道它的结构。非常重要的一点：基因是从父母传给后代的固体颗粒。不是液体，实际上是物质。

我们确切知道基因是什么。基因把信息编码，成为**核苷酸** nucleotides 序列；在基因这是**腺嘌呤**(A=adenine)，**胸腺嘧啶**(T=thymine)，**鸟嘌呤**(G=guanine)和**胞嘧啶**(C=cytosine)。可以认为这只是四个字母，彼此串成线性链，形成分子，双链相互左右扭曲，形成双螺旋结构。因此，看来这样的。**磷酸糖链** sugar phosphate strand 形成主干，然后核苷酸粘贴在主干，彼此配成**碱基对** base pair：腺嘌呤(A)与胸腺嘧啶(T)配对，鸟嘌呤(G)和胞嘧啶(C)配对。[19]

---

[18] deoxyribose nucleic acid, DNA

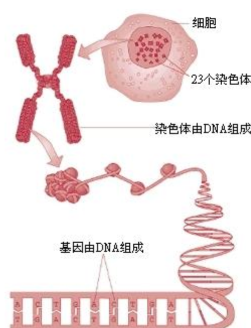
地球上每个 DNA 分子的糖磷酸主干都是一样，分子的信息是在核苷酸序列。可以想象是组成文字的字母。这些是大分子。如果把你体内所有的染色体核放在一起，只是一个细胞单元，串在一起，一个单倍体副本刚好是一公尺长。因此，这是高分子，确实是重要的高分子。这是很大的东西。

当我第一次分离甘蔗的 DNA，浓缩成乙醇，在乙醇混合物得出一堆白色，细丝的链，可以用玻璃棒绕圈。这是大东西。我们不是谈论微小，细小的分子。DNA 是大东西，非常稳定。

究竟这是怎么涉及到生物？这就是**基因型** genotypes 与**表现型** phenotypes 的问题，这是信息和物质的问题。有一个总原则相当有吸引力，这是关乎如何把信息转化为物质。基因型基本上是 DNA 的信息，生物每一细胞已经有了建立整个生物所需的全部信息。

顺带一提，这是有趣的陈述。如果可以克服卵子的母细胞一些遗传程序，原则上是可以只是把棉签扫一扫脸颊，取下一个脸颊细胞，然后把弄奇妙的生殖医学就可以复制你，只是利用脸颊细胞的 DNA。现在看来，卵子的发育机制至关重要，很难做得到。但是，只是从信息的观点来看，体内任何细胞可以用来制造另一个你。可以利用发根的细胞做出同样事情。

表现型就是生物的实体，根据基因型指示而建立。基因型含有信息，表现型含有材料，通过发育生物学把信息转化成物质。解码这种转变是二十一世纪生物学的主要研究议题，称为建造基因型／表现型的图表。这是发育生物学的现代术语。



DNA 实际在细胞那一处？更多词汇。我为那些最近没有接触生物学的菜鸟建立语汇。我先说几句。单细胞生物和多细胞生物（包括人类）是**真核生物** eukaryotes，有真正的细胞核，其多个线性**染色体** chromosomes 含载细胞核的 DNA。染色体是长条结构，有中央支架，也有中央镜子。DNA 本身实际上是包裹着染色体的蛋白质。[20]

在生命史最初二十亿年，**原核生物** prokaryotes 生活在地球，即是真细菌和古细菌这些单细胞生物，其 DNA 基本上没有单独的染色体，只存于一个循环回路。这个环状染色体贴在细胞壁。因此真核生物和原核生物的组织有很大差异；真核细胞核很可能是原核生物的演化残留，是**细胞器** organelle 的可能来源。有些细胞器曾经是独立生物：**线粒体** mitochondrion、**叶绿素** chloroplast、**纺锤体** spindle apparatus 等等。纺锤体是拉开染色体的纺锥器具，有一个与之相关的小圆形基因组。

多说一下染色体。一个物种的染色体数目通常是常量，虽然有一些变化。你从父母各自取得 23 个。所以体内每一细胞有 46 个，除了红血细胞，这些细胞没有细胞核。来自父母亲的双重套装，称为**双倍体条件** diploid condition。所以 d - 1 - 2 是来自希腊文 diploid 双倍体。

---

[19] http://life.nctu.edu.tw/~mb/image/chapter1-18.jpg

[20] 译自 http://www.ectodermaldysplasia.org/images/DNA.gif

与此对比，卵子和精子是**单倍体** haploid。因此，**配子** gamete 是单倍体，只有一套染色体。人类单倍体数目是 23。双倍体的数量是 46。核染色体的最低数目世界纪录为 1。蛔虫是存活在狗只肠道内的线虫，只有一个染色体。最大数量染色体的世界纪录可能是蛔虫，但是在躯体之内。一个染色体在发育时分成一千小块。因此，染色体数目差别很大。

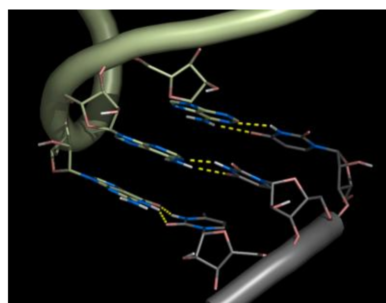
染色体有基因和其他东西。可以想象一个染色体是一千个基因，又想象一个基因有几千个核苷酸。可以想象基因是 DNA 的部分，告知细胞制造特定的蛋白质，特定结构的**核糖核酸** Ribonucleic acid, RNA。因为有剪接和其他东西，还有许多其他现在很重要的 RNA 类型；多种调控 RNA。

生物是由蛋白质和受蛋白质行动管制的材料组成。基因组的 DNA 是一组指示，指示在某些地方和时间如何制造什么蛋白质以控制生物的建设，并确定物种的独特性。这是用几句话描述难以想象的复杂和美丽的东西。

如果认为眼睛，大脑，肝脏等等是如何复杂，想想地球有千万至一亿种生物物种，地球上生物基因组存储的信息数量绝对惊人。顺带一提，当一个物种灭绝，这有点像烧毁亚历山大图书馆，失去了所有这些信息。

好吧，基因是在特定地点，各有不同形式。基因在染色体的地方称为**基因座** locus，这是经典遗传学。基因有不同版本，这些不同版本称为**等位基因** alleles [21]。例如，眼睛颜色的基因可以是蓝色或褐色。蓝色有本身的等位基因，褐色有本身的等位基因。

携有两个不同版本的基因—从母亲和父亲得到各一版本—这是**杂合子**（杂基因结合）heterozygote，这情况称为杂合子条件。如从父母双方得到同样版本，这是**纯合子**（纯基因结合）homozygote，称为纯结子条件。



基因的结构 基因是什么样子？现在已知的有很多，我鼓励大家上网，键入「基因结构」[22]，看看弹出的所有图表。通常基因已经有**密码子** codon，即是三个核苷酸 nucleic acids，在打招呼：「请在此开始阅读我。」

然后在最后还有一个**终止密码子** stop codon，写着：「在此停止。」两者之间有了一个长字符串的 DNA，其中一些（这是在真核生物，不是在原核生物）长串的 DNA，有一些最终编码蛋白质，有一些不是。编码蛋白质的部份称为**外显子** exon；这部份被切断和剪接，放入信使 RNA，走出去制造蛋白质。不走出去的部分称为**内含子** intron。因此，并非 DNA 全部会走出去，成为蛋白质。

分子生物学的核心教条，基本上是 DNA 制造 RNA 制造蛋白质。**转录** transcription 是复制 DNA 成为信使 RNA，这是通过互补配对，并在这过程中，胸腺嘧啶（T）被信使 RNA 的**尿嘧啶** uracil 取

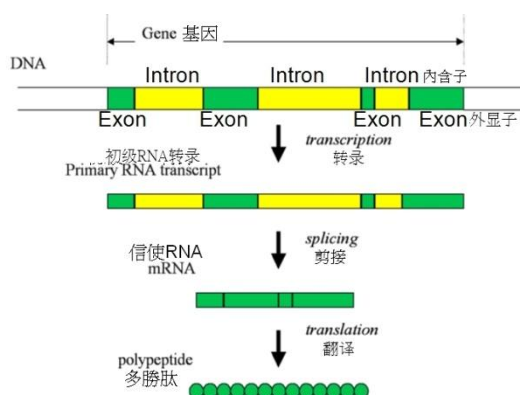
---

[21] Allele 台译「对偶基因」，大陆惯译「等位基因」。两种译法都有欠妥之处，请参阅这详细的讨论。

[22] http://www.chem.ucsb.edu/~molvisual/Img/142C/codon_anticodon.png

代。内含子被切断和抛弃。外显子经剪接连在一起，然后 RNA 被**翻译** translation 成为**核糖体** ribosome 的蛋白质。

RNA 还有许多活动，做很多事情，实际上因为 RNA 在这非常的生命基本过程中参与的数量，我们认为 RNA 可能是原始基因分子，而 DNA 是在 RNA 之后演化的，然后这过程的一切是在其后发育。原因是 RNA 有很高的**突变率** mutation rate，DNA 的突变率低。但 RNA 可以是**酶** enzyme，而 DNA 不是。因此，在开始时，接近生命的开始时，RNA 既是信息存储分子和一种酶，然后才有 DNA。

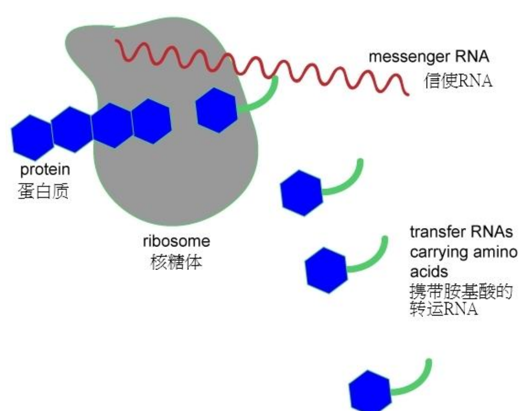


图片是基因的结构和当 DNA 转录成 RNA 的整个过程。RNA 被剪接和组装成分子，然后编码成为多胜肽；大型的多胜肽是一种蛋白质，会进入核糖体制造蛋白质。1965 年我坐在这房间学习信使 RNA，当时没人见过的。这是四十年前。现在，它们是高科技基因蕊片的基础，人们和它打交道。四十年前这是机器中的幽灵，约二十五年前已变得非常具体。

DNA 转译成蛋白质

信使 RNA(mRNA) 把 DNA 写成的信息以一个或多个基因的形式从细胞核携带到细胞质。

转运 RNA(tRNA) 把 mRNA 核苷酸序列的基因编码配对适当的胺基酸；胺基酸是构成蛋白质的基本单位。



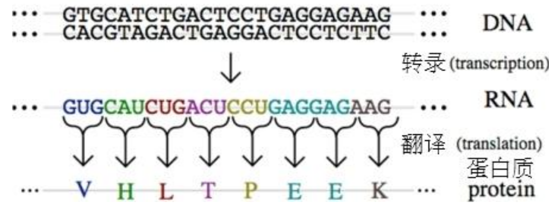
转运 RNA(tRNA)是更小的分子，是匹配遗传密码的分子，位于信使 RNA 之内的特定**胺基酸** amino acid。携带着胺基酸的转运 RNA 走过来，在信使 RNA 之上匹配编码。整个过程深入核糖体，最后胺基酸结合在一起。RNA 部份成为核糖体，另一部分成为增长中的蛋白质链。[23]

转移 RNA 实际上是翻译装置，执行遗传密码；密码的单位为密码子。要用三个**核苷酸** nucleotides 定义一个胺基酸。可以想象 DNA 是密码子序列，转化为 RNA，然后以三个核苷酸为单位，RNA 得以翻译成蛋白质。

[23] http://www.nmpdr.org/FIG/wiki/pub/FIG/MessengerRNA/RNA_Cycle.png

基因编码

基因编码是以三个核苷酸为单位，称为「密码子」。每密码子代表一个胺基酸，或是「开始／停止」讯号。



RNA 分子在合成蛋白质的主要作用，证明第一个基因分子是 RNA，不是 DNA。

重复这信息：RNA 在这整个过程发挥巨大作用，有充分理由怀疑它是原来的遗传高分子。有趣的含义：信息是由基因型流向到表现型，不会是反方向。



这是重复 August Weismann[24]在十九世纪的说法。他说**基因种系** germline（现称基因型）与**体细胞** soma（现称表现型）之间有区别。Weismann 在 1880 年代已经指出信息从基因流向生物，不是反方向。

含义就是后天取得的特性不会演化。换句话说，如果我有生之年得到褐色健康肤色，我的子女不会继承这特性，因为晒黑的信息不会返回我的基因组传播到子女。如果我的脚有老茧，也不会传播。如草原的长颈鹿伸长脖子以到达树顶，从而实际增高了几厘米，这不会传播给下一代。



李森科 Trofim Lysenko[25]是既蛊惑又腐败的坏蛋。他声称后天取得的特性可以有作为，而且很快见效。作物选择可以在一代完成，而不是十代或一百代，因此斯大林可以把俄罗斯人民迁往西伯利亚，进占当时没有种植农作物的地区。李森科说：「科学上，我们可以向你保证，这些作物会生长。」

错误的科学导致数百万饿死。中国共产党受斯大林影响，毛泽东有一段时间相信这回事，在 1950 年代大跃进时期进行类似政策，中国也有数百万人饿死。中国较容易摆脱这种不正确的坏科学，因为它始终是俄罗斯的进口货，比俄罗斯人更容易把它扔掉。



事实上，李森科在俄罗斯持续了相当长时间。遗传学家谴责他，试图告诉斯大林这是糟糕的科学，李森科安排杀死他们，他们被杀害处决。Nikolai Ivanovich Vavilov 于 1943 年死在集中营，他是二十世纪最伟大的演化遗传学家。

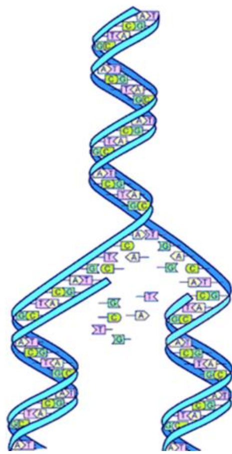
要点是遗传学有一些重要的东西，不仅是抽象意念，而且影响科学政策，影响国际关系，以及影响农业实作支持人类人口的能力。意念有非常重要的后果，而这仅仅是大家在这门课碰到的第一个意念。

---

24 http://www.payer.de/fundamentalismus/fund0230.gif

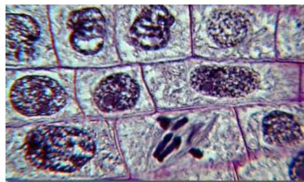
25 http://www.sciencephoto.com/images/download_wm_image.html/H412299-Portrait_of_Trofim_Lysenko,_Russian_biologist-SPL.jpg?id=724120299

回到遗传学。当细胞分裂时，DNA 复制，每个子细胞得到完整的复制本。这是继承如何运作。这就是为什么你看起来像父母。在复制时， DNA 链的两端放松和开放，以便在两者之间缺口可插入核苷酸链。这是利用复杂的酶机器，做得非常精确。



DNA 约有十亿个核苷酸，发生错误只有一个。人类几乎不可能构造一个如此可靠的系统。显然，这精密度曾经是非常重要的事情。天择一直辛勤工作，让那些酶如此精确。当发生错误，这是**突变** mutation 的来源。DNA 复制越频繁，突变率越高。

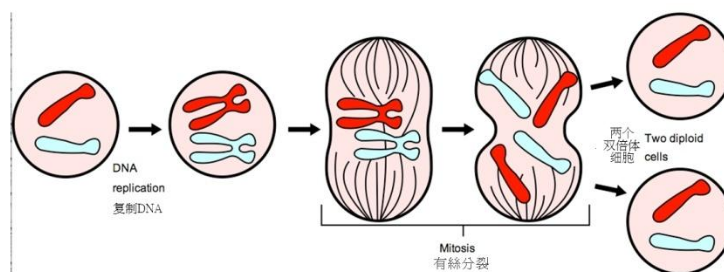
当这进行时，复制是在以下的发育过程中进行：多细胞真核生物（例如人类）或无性生殖的真核细胞.基本情况是染色体完成有丝分裂 mitosis 过程。有丝分裂，就是复制染色体，在盘子上排列，在细胞中心形成纺锤体。蛋白质在纤丝中起作用，固定在组织中心，这是细胞的两极，附在染色体的**着丝粒** centromere，把一个复制本拉入每个细胞，并然后细胞分裂。



所以这是复制如何具体发生在细胞的 DNA 层次，然后在染色体层次。这图片拍摄洋葱根尖细胞中染色丝分裂.这是观察这现象的经典实验。[26] 参考资料：动画〈有丝分裂〉

这现象最重要的结果：如果有两个基因，A 和 a，其等位基因是在同一基因位点，基因的两个版本在染色体上同一位置，有丝分裂基本上是翻一番：染色体加倍，到最后有足够的复制本。它们在细胞中央排队，然后在纺锤体装置拉下 A 和 a 的复制本各一份，放入每一子细胞。

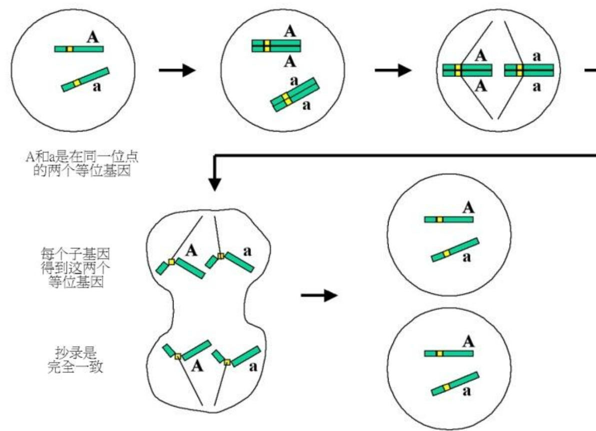
有丝分裂：两个子细胞各得一套完整的染色体



（细胞核）减数分裂 meiosis 是什么一回事？减数分裂是产生配子的过程，把父母的双倍体变成一个单倍体配子。所以这是减数分裂。过程较为复杂，实际上像是两个有丝分裂贴在一个序列，但有一些额外装置。

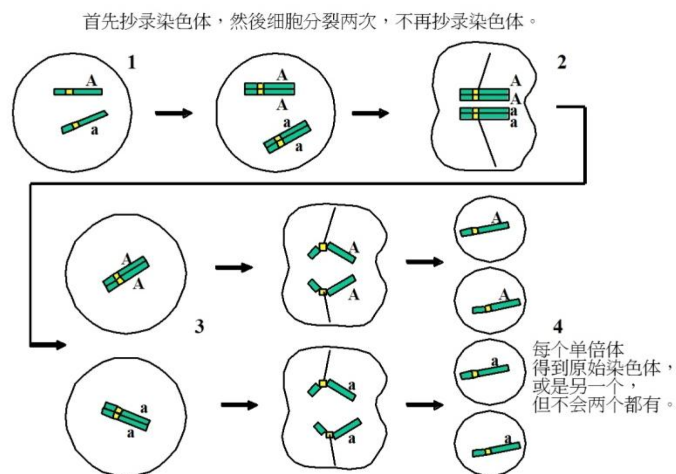
[26] http://micro.magnet.fsu.edu/micro/gallery/mitosis/mitosis.html

有一对染色体的双倍体细胞的减数分裂



发生的第一件事，是复制染色体，然后再复制。原先的细胞变成两个。过程是首先复制，再复制，有序进行两次有丝分裂以两次减少。因此，每一单倍体配子得到一个原始染色体，或是另一个，但不会两个都有。

减数分裂从双倍体细胞产生单倍体配子





这是减数分裂的图解。减数分裂实际上要复杂得多，比这些枝干图更精确。今天课程目的主要是要记住减数分裂采用亲代双倍体产生单倍体配子，每单倍体配子得到原始染色体，或是另一个，但不会两个都有。

在减数分裂时，染色体的行为解释遗传模式

1907 年，一位遗传学家有一篇伟大的文献是关于这个问题：染色体的行为是否解释孟德尔定律？是的：孟德尔第一定律：有两个等位基因，当基因对的两名成员分离成为配子，等位基因各自进入每配子，这是孟德尔的分离定律。杂合体的 Aa 携带等位基因 A，另一半携带等位基因 a。

这定律可以预测后代应有什么基因型比例，能够发现任何偏离这基因型比例。我跳前一步来到 Punnett 方格图。请记着分离这事实是基础，如知道父母的样子，可以预测后代会是什么样子；至少这是部分。

当两个杂合体交配，预测下一代的基因型

如全部基因型都在表现型表达，预期比例是 1:2:1

		雄性配子 A 0.50	雄性配子 a 0.50
雌性配子	A 0.50	AA 0.25	Aa 0.25
雌性配子	a 0.50	Aa 0.25	aa 0.25

如 A 是显性，a 是隐性，比例是 3:1

孟德尔留意到 3:1 比例，推论有显性和隐性。

显性：从杂合体表现型可以看出有等位基因。

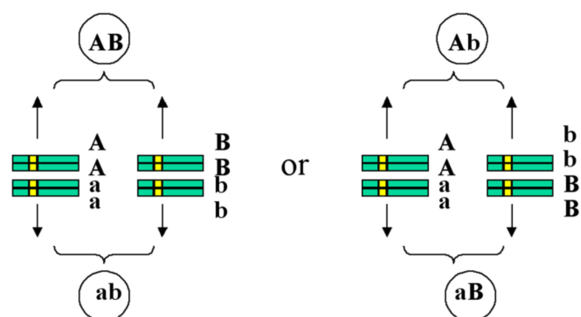
隐性：从杂合体表现型不可以看出有等位基因。

两个杂合体交配：雄配子有 A 或 a，而雌配子有 A 或 a。孟德尔分离定律告诉我们可以预期这些配子是同样可能。在每种情况下，概率都是 50%。当两者走到一起产生受精卵，长大成为下一代，把这些概率相乘。0.5 x 0.5= 0.25，每一类型的受精卵也是同样可能，25%。

以 A 和 a 书写，有一个原因。如 A 是显性，譬如是棕色眼睛；a 是隐性，譬如是蓝眼睛（记住宝宝的个案），那比例就是 3:1。这是唯一正确的答案，因为三种情况下有 A，在另一情况没有。因此，比例是 3:1。

孟德尔观察到杂合体下一代的 3:1 比例，令他假设有些基因是显性，有些基因是隐性。如某基因是显性，可以在表现型看到事实，可以看到表现型有等位基因。如果是隐性，在杂合体的基因不会看得到。它的存在被显性基因掩盖。

孟德尔第二定律：不同染色体的基因在减数分裂时各自独立



两种可能性机会均等：50:50

孟德尔第二定律。位于不同染色体的两个基因，会有什么情况？孟德尔第二定律基：在不同染色体发生的事件是相互独立。因此，在这染色体的基因，其排列是独立于染色体的基因。

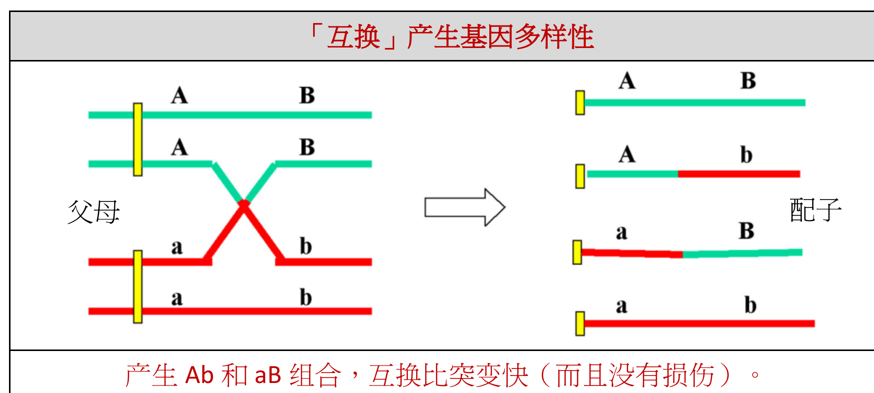
这图片可以见到，杂合体 Aa 和 Bb 两者已经复制。一直在重复，使它们能够开始经历减数分裂的过程。下一步是要拉开它们。

我们要从每染色体提出四个配子。这种 AB 和 ab 的组合，与 Ab 和 aB 的组合机会均等。这是跟踪两个不同染色体的基因形成配子时，有什么事会发生。这就是孟德尔第二定律。

因此，减数分裂能够产生与父母基因型不同的基因型，这是有性生殖的本质。事实上，后代基因不同于父母基因型的基因型，是有性生殖的主要演化事实。

通过重组，减数分裂产生与父母基因型不同的配子基因型

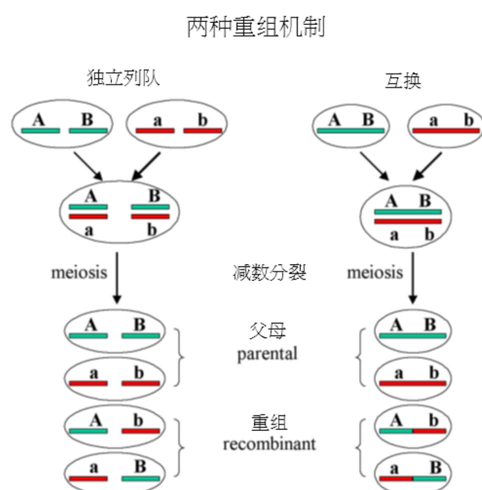
有很多不同方式可以做得到，但这即是说有性生殖产生的后代不是父母的复制本，与父母全然不同。有两个遗传机制做到这一点。我只说明第一个；有不同染色体的基因，各自独立排列。若然是同一基因＋染色体，就可能有互换。互换意思是在减数分裂过程中，染色体的部分有交换，并产生新组合。像这样。



「互换」产生基因多样性

产生 Ab 和 aB 组合，互换比突变快（而且没有损伤）。

最简单的说明是用图表，不是文字。制做染色体的复制本时，在减数分裂期 I [27]列队时，有可能会出现中断，然后在某一点重新连结；如 DNA 序列非常相似就会这样。因此，染色体可以中断和重新连结，产品是不同的配子。这是互换产生的重组配子。



这些遗传变异，每一代都有发生。估计人类基因组实际上为了要通过减数分裂，必须有互换事件，并认为大概每一个人类染色体在每一代经历一次互换事件；对大多数生物来说，这可能是真实的。因此，这些东西是持续重新组合。

重点是有两个重组机制。基因重组，是因为染色体被洗牌，也因为有互换。互换在染色体内产生新组合，染色体排列在基因组内产生新组合；两件事正在进行。

[27]减数分裂进行两次分裂，分别是减数分裂期 I 和减数分裂期 II 。减数分裂期 I 的前期可分阶段为：细线期、偶线期、粗线期、双线期。（录自维基百科）

「突变」改变 DNA 序列

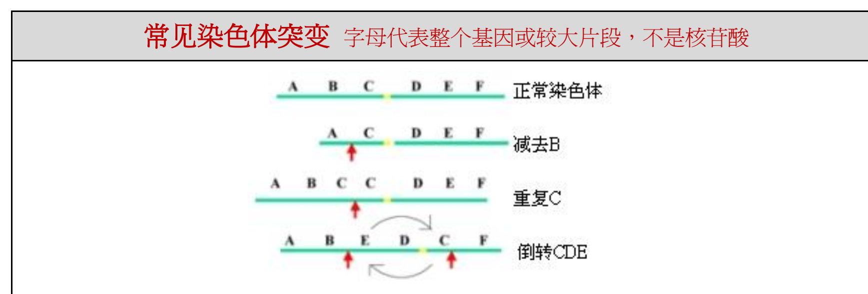
每一代也有突变，改变了 DNA 序列，一些制造有功能的基因。一些已突变的基因已经改善，许多没有，许多有更糟糕的功能。很多是中性。种系发生的突变传给下一代，即是会形成精子和卵子的细胞。它们有演化意义，改变在演化时间传播的信息。

在体细胞发生的突变导致癌症。癌症是突变的过程，每一癌症是小小的演化过程，刚好发生在癌症病人的一生。

点突变：一个或多个核苷酸对的加减或取代		
ATC TAT GTA GCC AAG	原始序列	读框移位：随后的全部密码子起点移位
ATC CAT GTA GCC AAG	取代一个核苷酸对	
ATC TAT GTA ΔCC AAG	减少一个核苷酸对；导致读框移位	
ATC TAT Δ GCC AAG	减少三个核苷酸对；读框没有移位	
ATC TAT GTC AGC CAA G	增加一个核苷酸对；导致读框移位	

最后，如果生命史往后走，突变是遗传变异的来源。因此，重要的是了解基本上是怎么回事。一方面，我们谈到点突变，只是一个核苷酸的变化，这是一种类型；点突变有许多类型。可以有取代，可以有缺失，整个密码子缺失不会导致下游胺基酸改变。

一次过把三个核苷酸拿走，余下的胺基酸编码不会有任何改变。但如拿走一个或两个，读框会移位。因此，如果你有一个或两个核苷酸缺失，会从这一点改变下游的一切。一两个缺失对整个基因组的信息内容有真正的大影响。称之为**移码突变** frameshift mutation。



突变也发生在更高层次。如整个基因缺失，可以有染色体突变。因此，如减去 B，希望你想象是拿出大概 3000 个核苷酸。整个基因消失，从**起始密码子** start codon 到**终止密码子** stop codon 的一切消失。我们可以复制基因，得到两个复制本，或是可以反转它们。

减数分裂在种群层次有什么后果？

考虑有性生育双倍体种群的远缘繁殖，产生单倍体配子。

集中于一个基因以两个等位基因出现，称之为 A 和 a。这发生在父母双方。

等位基因随机，公平排序成为配子，之后配子随机合成受精卵；可以用 Punnett 图表达。

这些是非常重要的演化过程。要复制基因，可以利用旧复制本，在新复制本创新时让一切如常运作。因此，基因复制是非常重要。你的基因组已经完全复制两次。在同源基因[28]中可以看到，几课后会讲解。在脊椎动物演化过程中，有两次整个基因组被复制：一次在无颌类的盲鳗，另一次在无颌类和更高层鱼类之间，这样复制信息很可能涉及放射形和有许多有形态复杂性的一代，因为是复制了整个图书馆。复制可以让其中一个运行，可以让全部运行，可以利用其他一个来创新。因此复制是重要的。

回到 John，Jill 和宝宝的问题。我提到 John 来自一个小岛，人口有 1%的基因频率。现在要考虑全体人口。

想想有一个异系繁殖，有性生殖的双倍体人口，产生了单倍体配子；这人口规模庞大。集中在一个基因有两个称为 A 和 a 的等位基因。

杂合体 Aa 的 Punnett 图		母（Aa）	
		配子 A	配子 a
父（Aa）	配子 A	AA	Aa
	配子 a	Aa	aa

已经有了孟德尔定律作为依据。因此，随机公平把等位基因排列成为配子，随机把配子融入受精卵，把这列入 Punnett 图。这是杂合体 Aa 与 Aa 交配。将这看作是种群图，可以有任何频率。这无需是杂合体的频率。只能说如这种群的个体随机交配，其中一些是纯合体，一些是杂合体。

种群图 f(A)=p, f(a)=q, p 是 0 至 1 的任何值			
		卵子种群	
		A	a
精子种群	A	AA	Aa
	a	Aa	aa

有卵子种群和精子种群，A 的频率为 p，a 的频率为 q。重要的是要记住人们就是常常会搞砸的：p 和 q 可以是介于 0 和 1 的任何值，不是 50%。可以是介于 0 和 1 的任何值。在一般情况下，这些基因可能在任意不同频率发生。

种群作为整体，

如 A 的频率， f(A)=p,

而 a 的频率， f(a)=q，那么

$$p+q=1$$

三个双倍体受精卵的频率是：

$$f(AA)=p^2,$$

$$f(AA)=2pq,$$

$$f(AA)=q^2$$

受精卵总频率之和是 1，所以：

$$p^2+2pq+q^2=(p+q)^2=1$$

p+q 必然等于 1，因为只有两种可能性，而这只是频率的定义。形成这些种类受精卵的频率是 p^2, 2pq 和 q^2，而这些频率相加之和是 1。这些陈述背后的假设：减数分裂就像掷硬币一样的是公平，在任何特定交配中，有 50%的概率会得到这个或另一个等位基因，即是交配是随机的，有大种群，没有选择，没有迁移。

这是生物学的理想气体定律 ideal gas law，这些定律在物理和化学是非常有用，这一个在演化学尤其有用。它告知我们，如果这些假设成立，在每一代可以预期有这些基因型比例，没有突变。

这是什么意思？这即是说，如果开始的一代其频率为 p 和 q，然后

[28]同源基因=同源異型基因=Hox 基因=Hox genes=homeotic genes。

通过那样的交配，会得到有这样频率的受精卵，在下一代得到同样的配子频率，没有变化。这是有趣的：强调一个指出没有任何变化的定律。但实际上它是非常重要，因为这即是说，在种群水平遗传信息不会消失。基因频率保持不变，这即是说复制了整个种群。

Hardy-Weinberg「定律」

在一代之中，配子频率是

$f(A)=p.\ f(a)=q,$

$p+q=1$

配子一起造成受精卵，其频率是

$f(AA)=p^2,$

$f(Aa(=2pq,$

$f(aa)=q^2$

$p^2+2pq+q^2=(p+q)^2=1$

在下一代，配子频率是

$f(A)=p,\ f(a)=q$ ：没有改变

假设情况

(1) 减数分裂的公正程度，一如抛掷没有弄手脚的硬币
(2) 随机交配
(3) 大规模种群
(4) 没有选择
(5) 有不同基因频率的地方没有迁移
(6) 没有突变

Hardy-Weinberg 的想法

・如满足假设情况，每一代的基因频率维持不变。
・在种群层次，复制是公平和准确，一如 DNA 的情况。
・这样才可能有演化（基因频率的改变），因为这确保信息可以一代又一代积累。
・这减少基因为谁进入下一代而冲突。

这样，信息可以积累。如果这是不正确，仅仅是遗传的基本过程就会侵蚀已经积累的信息。事实证明，遗传学和随机交配，以及 Hardy-Weinberg 假设的整个结构，是建立在信息保留在种群层次的基础。演化于是成为可能。如果我们没有保留信息，就不可以调整，会被天择以外的过程侵蚀。

这是在整个种群水平的遗传机制。顺带一提，这尽量减少基因之间为争取传到下一代的冲突。遗传冲突是我们以后在演化医学和生殖生物学中更详细研究的题目，特别有趣。



Jill



Jack



可能有问题的宝宝

回到我们的问题。Jill 和 John 生下宝宝，宝宝可能有问题。Jill 是 a 型，是隐性纯合体，有两个 a 复制本。John 可以是显性纯合体或杂合体，他有棕色眼睛。宝宝有蓝色眼睛，是隐性纯合体。John 应否担心？

这是提示。以下是新资料。假设 John 的基因型是这岛上的随机抽样，因此 aa 的频率 q^2 是 0.01。如 q^2 是 0.01，q 是什么？ 0.1：10%的概率。John 是杂合体的概率有多少？这需要很快接收信息。是 2pq。John 是显性纯合体的概率是 p^2; p 是 0.9；p^2 是 0.81；John 是纯合体的概率有 81%。

John 应否担心？我的意思是只是遗传的理由，嘿？这宝宝若然是 John 的骨肉，只有一个可能性：宝宝是杂合体。2pq 是 18%，p^2 是 81%。我提出这个有人性内容的问题，可以用今天学会的遗传学和概念回答。

这 81%是否意味着不是，不可能是，还是概率高于不可能是？如 John 其实是纯合体，宝宝不可能是他的骨肉，除非他的基因可能有突变，从褐色变成蓝色，并可能找到办法走入怀孕宝宝的精子，这种情况发生的概率约为 10^{-9}。看看你能否解释。下一讲：适应性演化。

第三讲：适应性演化：天择

今天谈论适应性演化，这即是说今天谈到的全是关于不同类型的天择，也是关于演化生物学家用来描述选择的词汇。这是关于演化的速度，为何演化时快时慢，也是关于选择发生的不同情况。因此又会稍为讨论有性生殖选择，以及种群和物种选择等等。我今天提到的这些事情，将会一次又一次重提。因此，这只是处理这课程的部份知识工具包。

■适应性：由天择主导。
  ○中性：由漂移主导。
  ○适应不良：受限于种群结构和基因流：源 sources 和汇 sinks。
■适应性演化不是关乎活命；是关乎生殖成功。
■有两个过程尤其说得清楚。
  ○为交配成功的性择，以及老年化的演化。
■当选择是强劲，演化可以很快；对选择有回应的种群有许多基因变异。
  ○三个例子：抗生素耐药性，特立尼达孔雀鱼，鱼群对被捕的反应。
■演化发生可以是如此的快，因而改变物种生态特征的时间比例是一如生态动力。
  ○但不是必然如此，生态系统的不同物种在这方面的行为颇为不同。
■演化速率是以 Haldane 计量：每一代的标准误差。
  ○谁是 Haldane？
  ○什么是标准误差？
■真的很快：孔雀鱼斑点，Galapagos 朱雀体重：0.75 haldane。
  ○一万年内，朱雀可以变为 16 磅重的火鸡。
■真的很慢：停滞，活化石，例如棘腔鱼，石松。
■选择的种类
  ○定向，稳定性和破坏性择。
  ○天择与性择。
■两类型的性择：单性之内和两性之间。
■频率依赖的选择：罕见和常见的优势
  ○两个常见例子：性比例和宿主／病原体互动。
■两条问题：
  ○如定向选择长期持续，Galapagos 朱雀的体重会变成怎样？一万年后会否变成火鸡？
  ○如何解释有些物种似乎在数百万年的长时期没有改变？

演化可以具适应性，在这种情况是由天择所推动和形成；演化也可以是中性，在这情况漂移占主导地位；演化也可以是适应不良。因此，演化并非只生产运行无误的东西。演化也产生可能出错的东西，有时演化只是左右徘徊。

适应性演化 adaptive evolution 并不是关乎「最适者生存 the survival of the fittest」。这是 Herbert Spencer 在十九世纪发明的短语，保质期长，但这是错的。适应演化是关于生殖成功的设计，是关乎有多少子孙，关乎是否做得比种群其他成员更好。这总是相对的。

天择就像和尚和徒弟的故事。他们被老虎袭击，徒弟对师傅说：「师傅啊，我们要死了，我们不可能跑得比老虎快。」和尚说：「不，我只要跑得比你快。」选择总是相对的，总是视乎当时种群的**生殖成功** reproductive success 情况。

演化有两个困惑的问题。其一是如**定向选择** directional selection 持续很长时间，会发生什么事？是否可以持续？如定向选择停止，为何停止？另一问题是如何解释即使演化真的可以非常快，有时候事物经过亿万年都没有改变？

两种情况都真的出现：不是很长时间或是非常快。速度惊人的是抗生素耐药性。这是奇怪和和惊人的文化事实：在美国，人们在电视和报章谈论抗生素耐药性，他们几乎没有提到「演化」这个词。他们说：出现或发展。事实上，这是快速演化的典范。

天择的例子：抗生素耐药性						
在医院取得耐药性				结核杆菌 ———>		结核病（肺痨）
				肠球菌 ———>		
	金黄色酿脓葡萄球菌———————>					手术后感染
	1950 年代	1960 年代	1970 年代	1980 年代	1990 年代	
在社区取得耐药性				肺炎链球菌 ———>		脑膜炎
			伤寒沙门氏菌 —————>			伤寒
		流感嗜血杆菌 ——————>				脑膜炎
			淋病双球菌 —————>			淋病
			沙门氏菌—————>			食物中毒
		痢疾志贺氏菌———————>				腹泻
		志贺氏杆菌———————>				腹泻

以上是一些疾病演化产生抗生素耐药性的年份。如果开发新药物，2009 年在英国使用，抗药性菌株会演化，六个月内进驻英国医院，两年内香港医院会见到这些抗药性菌株。细菌随着人们在地球走动而环绕地球。制药业面对共同演化的军备竞赛，试图跟上演化有抗药性的细菌，我们逐渐在军备竞赛中败下阵来。

报章报导有多重抗药性的**金黄色葡萄球菌** staphylococcus aureus，这开始在社区出现。这不只是局限在医院的急救病房和重症监护室，它开始蔓延。如果黄色葡萄球菌习染了对**万古霉素** vancomycin 的抗药性（万古霉素是对抗这病菌的最后防线之一），外科医生很难有信心病人不会在手术后死亡。这是严肃的事情。

大多数有抗药性的细菌生活在医院，因为那里使用最多抗生素，在美国每年约有二百万人在医院感染，据估计约九万人入院时没有细菌感染，入院后死于细菌感染。这看起来是严重低估，因为这是官方报告；如检查医院向保险业索偿的金额，大约是 10 倍以上。

相比之下，2005 年在美国死于艾滋病的人数有 17,000，流感 37,000 和乳腺癌 40,000；把这些数据倍大至全球层面，可以看出抗生素耐药性的演化是相当严重的问题。四年前，美国的经济负担已经是八百亿美元，这是强劲的定向天择导致的问题，引发了迅速的演化反应。以下几张投影片谈论我认为定向和迅速是什么意思。

你体内有正常大小的细菌种群，我给你处方一种抗生素；极有可能你不会正确使用抗生素治疗，在一两星期内体内会有抗药性细菌。紧记完成抗生素疗程，不要中途停止，要杀死全部细菌。

有一个很好的例子是大自然鱼类在生态时间中的快速演化。这是在 1970 和 80 年代积累的一连串案例，说明演化并非只是关于恐龙，以及数百万年，缓慢持续的变化。男性肤色，女士有多少子女，孩子成长有多快等事物的演化；各种生态和行为的重要特性，可以发生得相当快。

自然生态的快速演化实验：特立尼达的孔雀鱼

- 生命史性状对捕食行为改变有快速反应（孔雀鱼迁到没有捕食者的河溪）。
  - 最快速的演化速率是以生命早期表达的性状来计量。
  - 捕食行为增加，孔雀鱼更早成熟，产下更多和体积较小的后裔；雄鱼颜色不如前鲜艳和更为谨慎。
  - 在不够五十世代（十一年），10-30%有改变。


雄性孔雀鱼


雌性孔雀鱼


孔雀龙


长矛鳉

这是通过孔雀鱼与捕食者相互作用的实验，由 David Reznick 在特立尼达进行。特立尼达的地势是岛屿北端有山脉，无数小溪在山脉汇集成河，沿着瀑布倾泻而下。

溪水沿瀑布而下，防止捕食者进入瀑布以上的区域，瀑布之上一些地区根本没有鱼。Reznick 把已经演化很长时间的鱼和瀑布之下的捕食者一起放在瀑布之上的区域，他重复这做法。这是不错的系统。那里有很多河流。可以重复四五次，以确保这是一致的模式。

结果是这样的。生命史性状（出生时体积有多大，什么时候成熟和体积有多大，子女数目，寿命）全都迅速演化。因此，它们迅速反应。最快的演化速度是以在生命早期发生的事情来计量：第一次孵生的婴儿数目，体积和长大的速度，一切都改变得很快。

基本的模式是这样的。如孔雀鱼活在高捕食系统，它们早熟，有更多体积较小的后代，寿命较短；是与老龄化演化有关：为何变老和死亡。雄鱼不再那样多姿多彩，更为谨慎。

孔雀鱼求爱通常是相当花心思。雄鱼颜色鲜艳，有精心的表演，在雌鱼前跳舞，前后摆动鱼鳍，然后冲前尝试交配。雌鱼较喜欢有鲜橙色斑点的雄鱼。明亮的橙色斑点最初可能是雄鱼善于捕捉甲壳类动物的直接指标，因为甲壳类动物有类胡萝卜素。孔雀鱼捕捉端脚类和小虾这些食物，然后重新处理化学物质以制成橙色。这特点表明这雄鱼是优秀的觅食者，得到雌鱼垂青，生下的小鱼也会善于捕捉食物。

然而，雄鱼在雌鱼前跳舞，成为孔雀龙的方便快餐。稍后讲座讨论性择涉及交配成功和生存的取舍。这些家伙在疯狂表演以争取交配成功，却要冒险被捕食者一口咬住；幸存下来的是简化了表演行为的雄鱼。这一切都发生得相当快。

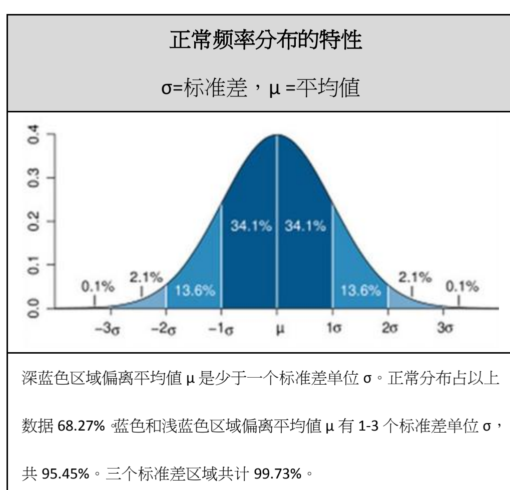
演化的速率

如何计量？这一点有一些争议，目前首选的计量单位是 Haldane[29]，一个 Haldane(H)是种群平均值改变，以每一代有一个标准差计算。以下讨论什么是标准差，以及谁是 Haldane。



John Burdon Sanderson Haldane 的父亲是海军上将，在第一次世界大战指挥英国海军。Haldane 是出色的博学之士，操流利希腊语和拉丁语，通晓数学和生物学，为生物化学，生命起源以及种群遗传学的研究奠下基础。多年来，他是伦敦大学的教授。他是共产党员和社会主义者，社会的改革者。他热爱苏联，后来发现 1950 年代劳改营的惨事，变得痛苦失望。

他得到肠癌之后从伦敦的职位退休，在印度找到教职，在他于 1962 年过世前，在印度教授了整整一代的人口遗传学家。他是非常有趣的家伙，阅读关于 J.B.S. Haldane 的著作，可以知道科学对社会的影响。传记的书名就是简单的 *J.B.S.*。



深蓝色区域偏离平均値 μ 是少于一个标准差单位 σ。正常分布占以上数据 68.27% 。蓝色和浅蓝色区域偏离平均値 μ 有 1-3 个标准差单位 σ，共 95.45%。三个标准差区域共计 99.73%。

这是标准差 standard deviation，是实证观察，辅以数理统计的基本定理，称为**中心极限定理** Central Limit Theorem；种群分布大多看起来是钟形曲线，称为**正常分配** normal distribution，由 Gauss 正规化，也称为高斯分布。曲线的形状和伸延基本上由标准差计量。

中心的平均值和分布，理论上是对称，在实践中是准对称，伸延的程度是以标准差的单位计量。在一个标准差之内，左右两边各有观察种群 34.1%，或两者共 68.2%。

---

[29] Haldane 有音译为「霍尔丹」，没有意思。

取种群的平均值(假设这是体重，可能是 10 克的体重）如标准差是 2 克，演化速度是 1 个 Haldane，这意味着下一代的种群平均值不是 10 克，而是 12 克。这就是 Haldane 的意思。

一些已计量的 haldane 值。

以 haldane 计量的一些演化速率

快速

特立尼达孔雀鱼：斑点数量 +0.74，斑点面积 +0.68

Galapagos 朱雀：体重(1976-78) +0.71，体重(1984-87) 0.38

缓慢

夏威夷蜜旋木雀：下颌长度 0.003

哥伦比亚河红鲑鱼：迁徙时间 0.007

特立尼达的孔雀鱼演化非常快，橙色斑点区域的斑点数量增加得很快；没有捕食者，颜色鲜艳再也没有风险，而雌鱼喜欢，所以颜色鲜艳有好处，斑点数量增加得很快，增加速度约是 0.7 haldane。

在 Galapagos 群岛，Peter 和 Rosemary Grant 研究朱雀，他们研究厄尔尼诺现象。厄尔尼诺现象是强大的选择性事件，因此每十年左右 Galapagos 朱雀有一次强烈的选择性事件。在厄尔尼诺期间，朱雀体重约以 0.7 haldane 演化，变得越来越大。在其他年份，他们变得越来越小。朱雀体重有波动，有涨有跌，取决于 Galapagos 的厄尔尼诺条件。

有很多演化速度较慢的测量数据，例如，自 19 世纪后期以来竞争对手灭绝，幸存的夏威夷蜜旋木雀 I'iwi 一直在演化较短的鸟喙，这是非常缓慢的演化。因为人类渔业的影响，哥伦比亚河鲑鱼已经在改变迁徙的时间。

在人类捕鱼的压力下，地球的鱼类种群都在演化。大多数鱼类的体型越来越小。许多鱼种正在崩溃。这导致哥伦比亚河鲑鱼改变在年中沿河而上的时间。这也是因为建设哥伦比亚大坝。这是人为造成的选择过程。这些速度都是相当缓慢。

想想这些速率和演化时间，以上所说的有什么意义？Galapagos 朱雀重约 25 克，大小一如常见的麻雀。在厄尔尼诺现象时，以每年 0.5 克演化。如厄尔尼诺情况持续到永远，情况会是如何？假如不是南方振荡在推动 Galapagos 的降雨模式，情况会是如何？如果 Galapagos 只是很长一段时间保持温暖和潮湿，情况会是如何？这会产定向性择，如果持续一百年，25 克的朱雀会变为 75 克。朱雀变成小知更鸟。如果持续一万年，朱雀变成火鸡。



>>>一万年>>>



强劲的定向选择不能持久以取得强劲回应。像火鸡那样大的朱雀不会在朱雀的栖息地活得很好。它们生活的地方，可以在灌木丛周围跳跃。它们生活的环境，有时很难找到食物。我一直在观察在 Hamden 我家花园附近生活的火鸡。随着冬季来临，变得很冷，火鸡试图爬上湖边的树挑食浆果。火鸡是非常笨拙。

如果朱雀维持强劲的定向选择，会发生什么事？如人类有强烈的定向选择去增加体重，会发生什么事？如果我们从 50 至 80 公斤的灵长类动物变为 3 吨重的灵长类动物，会发生什么事？这样可以维持多久？

化石记录的最快演化速度是当大象走上地中海的岛屿，从十二吨重的大象变成圣伯纳德犬的体形。它们不用十万年就做到。这是因为食物有限，又不再受捕食者的压力。

这过程可以走多远？我们描述的是迅速变化。朱雀变化得非常快。孔雀鱼变化得非常快。大象变化得非常快。但看看整个演化时间有亿万年，事物的体重保持在相当狭窄的范围。为什么是这样？看看微演化率，要提一提这方面有很好的文献。如果你对速率有兴趣，这是很好的论文题目。有许多计量，有许多关于原因的争论。

微演化率

速率有快有慢。最快的是朱雀和特立尼达的孔雀鱼。夏威夷食蚊鱼和夏威夷蜜旋木雀也有很多速率计量。有许多可用的估算。有趣的是，测量速率的时间较短，最高速率就越大。如测量两个相隔几百年或数代的种群，速率一般比较缓慢。如专注只看短暂的时间，速率可以是非常快。

为何会如此？为何测量较短时间，速率会较快？如测量短时期的速率，有时速率更快。如测量长时期的速率，速率较慢。

许多在 1970, 80 和 90 年代研究工作的经验：如种群规模大而选择强烈，演化会是非常快。原因是有种群已经有大量的遗传变异，对选择有潜在的大反应。小种群没有这么多遗传变异。即使选择可能是强烈，反应不会是这么好。

在较短时段测量速率，最高速率会较高。这是为何 Galapagos 朱雀变成火鸡，然后火鸡变成鸵鸟，然后鸵鸟变成大恐鸟，然后大恐鸟变成暴龙。把事物朝任何定向推得够远，有内部过程把定向选择转变成稳定化选择[30]。这些是权衡取舍，是性状之间的联系。

如果朱雀变得庞大，虽然可能有所得益，例如捕食能力，但放弃了机动性。如果大象变得细小，到了某一时刻就不能够与其他大象争夺食物供应，即使没有其他捕食者。涉及权衡取舍时，生物体内有各种生物力学的联系。

[30]译注：天择有三方面：定向选择、稳定化选择和分裂选择。

生物的联系和妥协是捆绑在一起，每一次要改变一个性状，就有一个副产品，其他性状就有隐含的选择在进行。所以，虽然可能在这一方面有好处，在另一方面要付出代价。

在这讲座见到最明显的例子是孔雀鱼。如雄性孔雀鱼演化成为鲜艳和优秀的舞蹈家，迷倒雌鱼热爱和他交配，他会被捕食者杀死。这是我们可以想象最直接和残酷的取舍。但这些都时时刻刻在任何地方发生，有一些是非常微妙。

活化石



石松，四亿二千万年前



矛尾鱼，一亿四千万年前

为什么性状演变速度有时非常快，有时很慢？这是石松的图片。要是我在春天带你去到康涅狄格州的树林，会看到四处都是石松。你坐上时间机器，回到四亿年前，看起来也不会有任何不同。

矛尾鱼生活在科摩罗群岛位于南非马拉维和马达加斯加之间。进入研究潜艇，在夜间沿着岛屿的火山岩斜坡向下航行至深度 300 至 600 英尺，就会发现矛尾鱼在水中游弋。它们白天躲在洞穴，晚上来到海洋的中水域，显然这是它们一亿五千万年的习性，没有任何改变。

矛尾鱼的卵子有橙的大小。矛尾鱼是非常有效的伏击捕食者，四周漂游，利用大型的真空抽吸装置把食物吸进口里。这是鱼类捕食的普遍方式。它们是活化石。为何它们没有改变？



[31]

[32]

[33]

看看这些老东西的亲人有什么遭遇。石松当时的亲属像它一样，现在已经变成红木树，兰花，麦田；你能想到的，这些家伙看上去仍然相同。

---

[31] http://www.mccullagh.org/db9/10d-13/muir-woods-redwood-tree-2.jpg

[32] http://gardening.resourcesforattorneys.com/images/orchid_care.jpg

[33] http://www.microsour.com/images/wheat_history_1.jpg

 [34]

 [35]



[36]

 [37]

矛尾鱼的亲戚此后已经变成枪鱼、爬行动物、鸟类，哺乳动物，但它没有改变。

因此要理解两件事情。要了解演化如何进行得很快：抗生素耐药性，孔雀鱼，朱雀等；为何有时很慢。

一种可信解释这些家伙至今没有改变，是它们擅长于总是能够找到同一样的环境，使它们永远不会面对改变。如生活的环境在地球各处移动，它们追踪而至。但这不是唯一的解释。

要记得在一亿四千万年前到现在，地球经历了巨大的陨石撞击，恐龙灭绝。在白垩纪结束时有大事发生，矛尾鱼只是四周巡航，至今没有太大改变。以上的论点实际上可能最适用于海洋无脊椎动物，其幼体可以在数千公里海洋游走散落。

 [38]

 [39]

 [40]

---

[34] http://www.alltackle.com/striped_marlin_II.JPG

[35] http://howtotakecareofreptiles.com/images/reptiles.jpg

[36] www.-tpwd.-state.-tx.-us/-kids/-fun_stuff/-matching/-bird_match.-phtml

[37] http://www.astronomers.net/gs4-lifescience/images/thumb-mammal_posters.jpg

[38] http://s.ngm.com/2007/02/hawaiian-worms/img/marine-worm-615.jpg

[39] http://cartinafinland.fi/en/imagebank/image/45/45463/Barnacle+-+Balanus+improvisus+45463.jpg

[40] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/ea/Tridacna_squamosa_(Giant_clam)_Timor.jpg

事实上，研究海洋无脊椎动物的幼体：蠕虫，藤壶，文蛤等等，从它们的行为得知，它们想定居的地方是本身物种已经成功长大为成体的地方，非常谨慎用嗅觉找出这就是定居之所。幼体选择的栖息地，就是成体通过天择所选择。这即是说它们自行管理，在数百万年产生稳定化选择。



矛尾鱼做了同样的事情，长期以来一直生活在 300 至 1000 英尺海底火山两旁的熔岩管，这栖息环境一直存在。对此是否有另一解释？刚才的是外在解释，借助栖息地的各方面以及天择应用于生物。是否有内在的解释？[41]

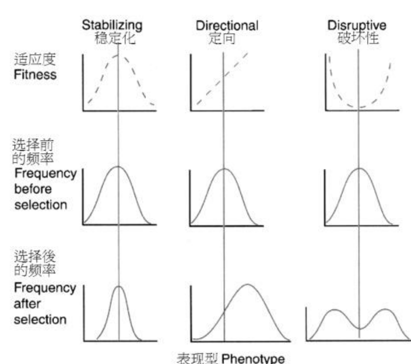
我怀疑缺乏突变是有史以来事物没有改变的原因。例如相比你的父母，你体内有 4.6 是新的。

有一派学说指出这种事情是因为发育的限制；发育制约生物，使他们不能在某方面演化。对体躯决定 body plan 的某些主要性状，这说法是成立的；这些在发育早期已经确定，又涉及组织的关系和同类的事情，显然很难改变。但对于这些生物的一些较细微的细节，学说就不是那么可信。

我认为实际的解释可能是这些论点的混合。可能有种系或发育的制约因素。发生在很久以前的事情，建成生物体的方式，是很难改变，这一切一直在制约可以更迅速改变的事物。你谈到这一点，这有很多和有争议的文献。

选择的类型

又一次建立词汇，天择有很多不同口味。我们可以谈定向，稳定和破坏性择；另一层面是天择和性择，频率依赖选择；然后是选择影响个体，亲系，种群和物种。这是把选择蛋糕依不同方向切割，事实上是同一东西。



定向选择会使 Galapagos 朱雀变成火鸡，适应度的坡度是线性。这即生物的适应度这边低那边高（小图 1），天择会选择高适应度，例如选择更大的东西：体重从正常分布向右移动（小图 3）。

刚才已引述稳定化选择来争辩矛尾鱼没有改变。它栖息的地方很适合矛尾鱼，而天择是排斥不像矛尾鱼的东西，不论是较大或较小，或不同形状的鱼鳍等等。因此，它倾向保持不变。

这即是说选择是根据种群的平均值，舍弃极端值（小图 4-6）。在座那一位不够五呎五吋，那一位是高过六呎一吋？请举手。如人的高度有稳定化选择，你们不会有孙子。请其他的人举手。你

41 http://comenius.susqu.edu/BI/202/Animals/DEUTEROSTOMES/CRANIATA/OSTEICHTHYES/latimeria_vv.jpg

们成功了。这是稳定化选择，以平均値来选择，排斥极端値。大家要为这不是人类的唯一选择而高兴。

破坏性选择是排斥平均値而选择极端値。钟形曲线是这样（小图 8），淘汰平均値，然后下一代会把它推成这样（小图 9）。

如要寻找例子，强劲的定向选择会产生非常迅速的演化。从抗生素耐药性和孔雀鱼可以看到。这不能持续，通常会转换成稳定化选择。破坏性择在历史上导致类似外形的配子转换成颇为不同的配子。

在十亿年前，卵子和精子初始时已涉及破坏性选择，也可能影响同域物种形成。破坏性选择是利用有某平均値的种群，把它分成两半，变成两个不同的东西。

天择和性择

天择和性择 sexual selection。我们已提到孔雀鱼的性择。性择最典型的例子是孔雀尾巴，启发达尔文想出这概念。他说：「看看孔雀。从生存的观点来看，雄孔雀没有任何理由要这样的颜色鲜艳，有这么大的尾巴，并且有左右舞蹈，挥舞尾巴这种完全迷人的行为。」

 [42]

看看天堂鸟，不可思议的不是天堂鸟的羽毛，而是它如何利用羽毛。天堂鸟用羽毛跳扇子舞，跳伦巴舞，摆动和摇滚乐。它所有这些行为都是危险的，因为在表演时可能被捕食者吃掉。



事实上，孔雀是被老虎吃掉，或是说老虎几乎在印度灭绝前吃掉孔雀；在印度老虎只余下几百头，西伯利亚虎现在西伯利亚受到威胁。但传统上，老虎吃孔雀。真的是这样。因此，表演行为是危险的。雄性所作所为，是为了交配成功而牺牲存活的机会。它是雌性喜好的受害者。

[42] http://i.pbase.com/u34/r53lanc/upload/37557333.Wilsons_BOP.jpg

性择

性择 sexual selection 是天择的组成部分。天择是关于生殖成功的变异，通过交配，存活和其他事情以实现生殖成功。这是天择的组成部分。权衡涉及生存与交配的取舍。

这是由两件事推动。性内竞争：雄性互相竞争以争取雌性，或是雌性密谋对付对手以争取雄性；这些过程其中一个可能要比另一个多花心思。性外竞争：另一推动力是选择异性配偶。有整整一课会谈到性择。

雄性或雌性择配偶有几个标准。一个是直接好处。雌鸟会猜度：「哦，那男生占领很好的地盘，有很多食物，我可以生很多小孩在那里长大，我会去住在那地盘。」这是直接好处。

或是：「天呀，他是不是很性感？如果我与他搭档，我的儿子也会是性感。」这就是所谓性感儿子假说 sexy-son hypothesis，实际上它似乎推动一些较为奢侈的表演，孔雀尾巴的演化可能是因此而来。

第三个假设是「"哦，他有抗病能力，他恰好有一种可以在外部检测的形态，这告诉我他有抗病能力。这种能力得来不易，有抗病能力的男生才有发育能力产生这能力。」

这涉及有趣的原则：诚实的信号得来不易。如果抗病能力得来不易，可以利用信号宣传抗病能力，那么可能演化成为让女性留意的偏爱。

稍后详细讨论，但即时可以见到如信号不是得来不易，作弊者可以侵入，只要有作弊行为，女性偏好会削弱，因为有这偏好不会任何好处；被欺骗了太多次了。

性感儿子假说似乎暗示母亲有要付出颇高代价的心理。我们觉得是美丽的东西，明显也受到雌鸟和采花蜜蜂欢迎，这是否很有趣？这即是说选择是有一套天生喜好。这并不必然意味着有意识，这似是演化而来。

频率依赖的选择

频率依赖的选择是另一种选择，这情况发生于做一件事的优势是取决于种群其他成员在做什么。有一些经典的例子。一个是传统的 50:50 性别比例，另一个是免疫基因的遗传多样性。我只谈谈免疫基因的遗传多样性，稍后讨论性别分配理论时会谈到性比例。

假设你有抵抗某种疾病的基因，因此你的后代存活得更好，你有更多孙子，这基因在种群中传播，直到最后大部分人都有抗病能力。疾病也在选择，弄出一个变种可以克服这些抗病力；当变种出现时，会蔓延至成为常见疾病，而变种引发的选择会导致宿主种群中有同样的事情发生，来来回回。

一些事情变得更频繁，就更容易受到强烈负面选择影响；频率较低时，较少机会被选中，因为罕见的事情不是很好的资源，频繁的事物才是好资源。情况就是现在理解为宿主和病原体之间的毒性与抵抗力的惯见摆动。

人类免疫系统最有趣的事情，其一是抵抗病原体的组织相容性复合体(MHC)，人类的 MHC 是白细胞抗原体(HLA)，比任何基因有最高的遗传多样性。它看起来像变种，罕见的变种，一次又一次被选中。每一次有一些东西变得频繁，就变得毫无用处，改而选择另一种罕见的，最终在种群中建立庞大的变种供应库。这原则在脊椎动物免疫系统作出选择时具有相当作用。

群体和物种选择

群体选择 group selection 和**物种选择** species selection。讨论「行为」时再探讨这题目。群体选择的例子是一群鹧鸪深秋在苏格兰聚集。它们环顾四周，发现苏格兰深秋有数目众多的鹧鸪，它们认为：「哦，有太多的鹧鸪。我们要减少繁殖，使种群不致灭绝。」这是群体选择的例子。这是行不通的，因为自私鹧鸪坐在角落，看着这些家伙：「你们是白痴。你减少你的生殖，我要生五十个孩子。」群体选择很容易受自私突变的影响；自私突变会入侵。

自私突变入侵，有多种原因。群体选择不稳定。自私突变会入侵。整个群体每一次有选择事件，基因和个体就有许多选择事件。把群体选择推到物种选择，传媒和记录片往往指某些行为或形态之存在，是为了物种的好处。

这是胡说八道。行为或形态或事物存在，不是为了物种的好处，而是因为个体表现优胜于其他竞争生殖成功的对手。**生物谱系树** phylogenetic tree 有一些大规模差异的物种选择，以庞大宏观的规模塑造了树的形状。

其一是性别。几乎全部无性生物都比较年轻，之前的祖先是有性别的。看来似乎有性生殖降低了灭绝的概率，而无性生殖更容易灭绝。所以这是物种选择的一种类型，但不是为了准确适应的选择。物种选择不可能设计脊椎动物的眼睛和大脑，以及我们在生物学所知的任何详细，准确，复杂的机制。所有这些东西是基于个体和基因选择。

某一物种选择已经产生了大规模宏观演化模式。例如，恐龙不再存在，哺乳动物主宰地球，就是一类选择。这不会告诉你哺乳动物跑得如何快速，为何是温血动物等等。恐龙也是温血动物。

总结

「选择」有不同方法分类。每一种分类方法突出某一区别。选择可以是强劲，反应可以是快速，但一些性状演化非常，非常缓慢。必须牢记这两个事实，掌握智力工具来对付这两种情况。下一讲讨论中性和不适应的演化。

第四讲：中性演化：遗传漂移

今天的讲座是关于中性演化。人们思考演化时，常常认为这只是天择。事实并非如此。演化既是微观又是宏观。宏演化给出历史和约束，微演化包括天择和漂移；发育生物学包含两者。

中性演化 neutral evolution。如基因或性状对生殖成功没有作用，没有经历天择，情况是怎样？实际上，有很多这样的情况，并且是非常有用。这是基准，是测量事物的方法，提供很多历史信息。

有三个要点。其一是减数分裂就像公正的硬币。基因进入减数分裂的特定配子，其概率是 50%。第二点：种群中的中性等位基因是如何固定，就像是放射性衰变：中性等位基因固定时，或是看看一公克的铀-238，两者都无法知道哪一突变会固定或那一原子会衰变。但是因为数目众多，在两种情况下可以非常清楚知道在一定期限有多少事件会发生。

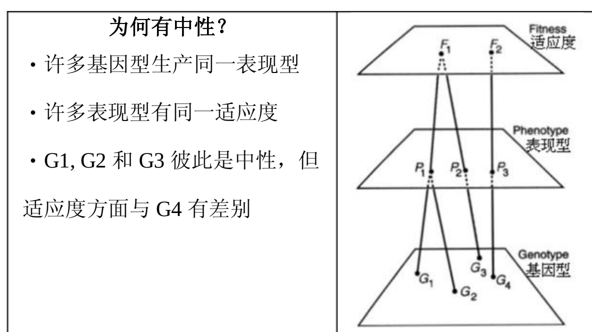
随机事件有**大数定律** law of large numbers。如果有许多随机事件发生，平均值是非常明确的事情。但如果只检查一个基因组的一个核苷酸，或是一公克铀的一个原子，就无法预测何时会变异，何时会固定，何时会衰变。

第三点：中性等位基因经常固定，在这个稳定过程检视特定时期的整个基因组：一万年，十万年，如基因组是中性，会固定容易预测，有平均数目的突变。如在基因组找到中性等位基因，可以利用这来估计与最后共同祖先的关系和时间距离。

这讲座实际上有一些有趣，颇为抽象，颇为巨大的思想。不是每个人都直觉明白随机性。天择显然没有设计我们的大脑好好处理赌场或股票市场。因此必须磨练你的直觉，理解随机过程如何运作。

顺带一提，各位精通微积分和分析，往往觉得概率和统计的导读有点混乱。这里要谈的是必须学会思考事物的整体种群，以及事物的分布和频率，而不是台球撞击台球，或是行星被太阳的引力吸住。这是不同类型的思维。这是**种群思维** population thinking。

这讲座的大纲是有关中性如何产生，希望你明白为何有些基因是机械性中性；中性，就是遗传变异可能不会影响适应度；在某层次有变异，但不影响生殖成功；导致随机变化的机制；以及中性对分子演化的重要性。也会简单介绍不适应的演化，看看演化过程实际上可以导致生物不能很好适应栖息地的情况。以上一切涵盖演化的重大可能结果：适应，中性和适应不良。



这抽象图解释为何有中性。想像生物有基因型空间，全部可能的基因型都在内。设想如父母的可能重组事件已产生所有可能的配子和所有可能的受精卵，就可能有各种不同方式建造你。这是为你而设的基因型空间。

许多这些基因型会产生同样的表现型，这是因为基因组的许多基因、许多核苷酸和许多 DNA 序列，对生产出来的蛋白质不会有任何影响。还有其他的事情正在进行，我们逐一讨论。许多表现型有相同的适应度。

为何基因变异不是必然产生适应度变异：1.同义取代

	第一个碱基				第三个碱基
	U	C	A	G	
U	UUU 苯丙胺酸	UCU 丝胺酸	UAU 酪胺酸	UGU 半胱胺酸	U
	UUC 苯丙胺酸	UCC 丝胺酸	UAC 酪胺酸	UGC 半胱胺酸	C
	UUA 亮胺酸	UCA 丝胺酸	UAA 停止	UGA 停止	A
	UUG 亮胺酸	UCG 丝胺酸	UAG 停止	UGG 色胺酸	G
C	CUU 亮胺酸	CCU 脯胺酸	CAU 组胺酸	CGU 精胺酸	U
	CUC 亮胺酸	CCC 脯胺酸	CAC 组胺酸	CGC 精胺酸	C
	CUA 亮胺酸	CCA 脯胺酸	CAA 谷氨酰胺	CGA 精胺酸	A
	CUG 亮胺酸	CCG 脯胺酸	CAG 谷氨酰胺	CGG 精胺酸	G
A	AUU 异亮胺酸	ACU 苏胺酸	AAU 天冬酰胺	AGU 丝胺酸	U
	AUC 异亮胺酸	ACC 苏胺酸	AAC 天冬酰胺	AGC 丝胺酸	C
	AUA 异亮胺酸	ACA 苏胺酸	AAA 赖胺酸	AGA 精胺酸	A
	AUG 甲硫胺酸 （开始）	ACG 苏胺酸	AAG 赖胺酸	AGG 精胺酸	G
G	GUU 缬胺酸	GCU 丙胺酸	GAU 天冬胺酸	GGU 甘胺酸	U
	GUC 缬胺酸	GCC 丙胺酸	GAC 天冬胺酸	GGC 甘胺酸	C
	GUA 缬胺酸	GCA 丙胺酸	GAA 谷胺酸	GGA 甘胺酸	A
	GUG 缬胺酸	GCG 丙胺酸	GAG 谷胺酸	GGG 甘胺酸	G

非极性，脂肪族；极性，无电性；芳香族；带正电；带负电

在座有多少是来自独生子女家庭？你们的父母全都有同样的适应度。有多少是来自两孩家庭？你们的父母全取有同样的适应度。有很多这样的情况。许多表现型有相同的适应度，意思只是在任何种群，很多生物全都有两个子女，或全都有三个子女或类似情况。两个子女的级别全都有相同的适应度。

然后看看图片的中间空间，在某一环境内测量，G1，G2 和 G3 彼此是中性，但它们不同於 G4。有很多遗传变异是中性，有各种原因。以下略述其中一些原因。

为何基因变异不是必然产生适应度变异？有四个原因。

1. DNA 序列的一些突变是同义，即是不改变蛋白质内编码的任何胺基酸。（见左图）

这是遗传编码，可以看到核苷酸三连体被翻译成各种胺基酸。要记住的第一点，是任何特定胺基酸，例如苯丙氨酸，这里有苯丙氨酸的两个编码，这是亮氨酸的六个编码。这一组核苷酸序列的任何变化对进入蛋白质的胺基酸不会产生任何改变。他们彼此之间是中性，因为它们是同义。

通过查看正ー负电荷的胺基酸，芳香胺基酸等，对同义的另一层次可以得到一些启示。天冬氨酸和谷氨酸都是负电荷，两者之间的替代，比诸赖氨酸替代谷氨酸，不太可能对适应度有什么改变。因此蛋白质是有一定水平。

2. 基因组有假基因和其他类型的非转录 DNA。

过去的基因复制事件产生假基因，不会制造什么。现在可以检视许多生物的整个基因组，会发现到处都有假基因。过去有很多基因复制，其中一些产生被选择和使用於一些功能发育，其他的没有被选和用到。假基因没有被使用，通常的命运是被突变所削弱，保存的有用资料逐渐被突变破坏。如假基因停留的时间够长，也不会被探测到，不能在被复制之前确定它们之前实在是有功能的基因。

假基因不是转录而来，所有核苷酸可以自由随机分化，即是说没有真正的编辑过程；天择没有偏重那一种突变。在下一代或两代出现的可能性也不会较高。这基因已关闭，无可避免会受到侵蚀，因为所有 DNA 序列可能有突变，如突变发生在假基因，没有任何特别原因修复机制会特别留意假基因。

假基因不是由修复机制特别修复，天择也不会修复。这说法适用於大量不是转录的 DNA。十五，二十年前发现这类型的 DNA 时，人们称它为「垃圾 DNA」，以为这是没有功能。年轻科学家当然很高兴告诉老前辈，这东西其实往往有功能，通常是调控功能。有一些制造用於调控的小 RNA 分子，有些被用作位点和信号通路，并帮助调节发育。

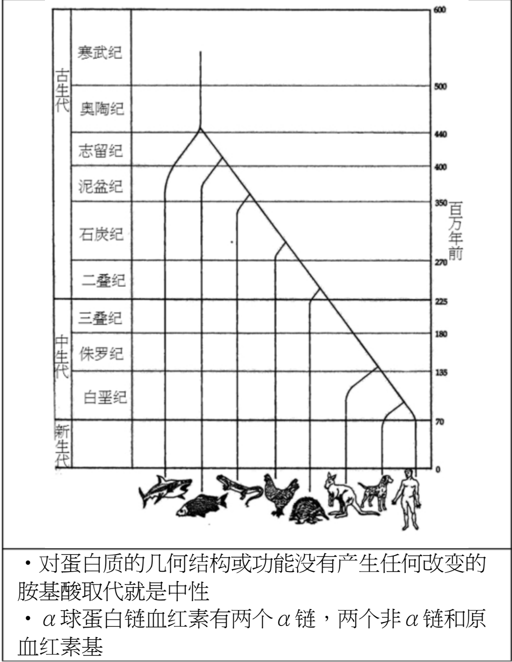
然而，有些是真正的垃圾。例如，有稳定过程让各类病毒剪接到宿主的基因组，这是病毒适应策略的部分，赌一手黏贴在基因组多停留一些时间，然后在对已方有利，但不利宿主的时机跑出来。

然而，这是危险的战略，因为有时它们黏贴的基因组永远得不到转录，病毒永远走不出去。事实地球上大多数生物的基因组到处都是病毒的残骸化石。我读到有估计人类基因组有相当比例的病毒化石，我忘记了准确数字。当开始有大量 DNA 序列发表时，这是相当流行的。知道这一点就好了。

一些垃圾 DNA 因为化石病毒或转座子（跳跃基因）所在的位置永远不会被转录，成为墓地。这说法令人不舒服：你是携带著病毒墓地四周走动，但实在是这样。

3. 中性胺基酸变异有多种原因。

一些胺基酸有非常相似的分子大小和电荷特性，因此如在蛋白质中取代了这些胺基酸，对蛋白质的形状或电荷分布没有多大影响。如检视整个蛋白质，通常这是颇大的物件，例如是一种酶，通常内里的极细小空间部份有一个活跃位点，因此正好在活跃位点发生的胺基酸变电站对其功能有极大影响，然后影响可能旁及适应度；距离活跃位点甚远的胺基酸变电站对蛋白质的功能没有影响，即使它们有不同大小的体积或不同的电荷结构。



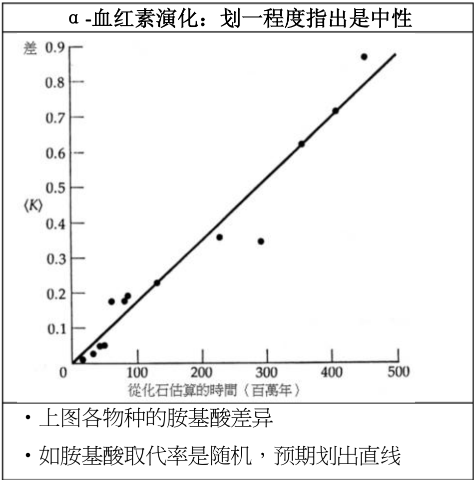
・对蛋白质的几何结构或功能没有产生任何改变的胺基酸取代就是中性

・α球蛋白链血红素有两个α链，两个非α链和原血红素基

胺基酸替代品不会影响蛋白质内功能位点的几何组织或几何组织和和电化学的电荷。我想略略谈到分子演化的极早期案例，这就是α-球蛋白。血红素有两个α链和两个非α链。成人有一个β链，胚胎有伽玛链。从伽玛改变为β的原因，是要改变氧结合性能，因为胚胎要从母亲血液汲取氧气。

在相当广泛的脊椎动物范围内检视这些α-球蛋白序列，抽取样本以检视以往的历史，大概可以从化石记录得出这些分支点的时日。狗和人类可能在白垩纪后期有共同祖先，白垩纪中晚期或中期。人类与袋鼠的最后共同祖先约在一亿四千万年。当时有哺乳动物，也有恐龙。它们只是小小家伙，但当时有哺乳动物。人类与鲨鱼的最后共同祖先约在四亿四千万年。

这些东西抽出α-血红素（这是一个方便的分子，只需要血液样本），排序和绘图。根据化石估算时间，估算平均差。这个 k 是计量蛋白质的胺基酸差异；如胺基酸替代率是随机，划一和稳定，预期会得出直线。



・上图各物种的胺基酸差异

・如胺基酸取代率是随机，预期划出直线

这很贴近直线，只有少许偏差。但这是一些最早的证据，是在 DNA 排序变得容易之前，是在蛋白质排序比 DNA 排序更容易之前；这些最早的证据表明有类似分子时钟的东西。换句话说，如果有前所未见的脊椎动物，生活在偏远森林，有奇怪的形态，不知道有什么亲属，又要知道在什么时期它可能和已知生物有共同祖先，可以划图显示它与已知生物比较，就可以很好估算与这新发现物种有最后共同祖先的时间，估算是假设新物种经历的演化是一如其他物种。

4. 遗传变异可能是中性，

第四个原因是**发育渠限化** canalization。定型的一般意思是指有发育机制限制了表现型变异的范围，因此即使基因组有突变，或基因控制的途径有干扰环境效应，还是得出相同的表现型。

表现型非常稳定：对突变没有什么反应。人有四肢，手脚有五指，这样的事件历史悠久和稳定，有发育缓冲机制保持这种状态。这些定型机制抗拒遗传或环境因素变异的趋势干扰表现型，机制保护表现型维持稳定状态。

形成表现型的基因被这些发育机制阻隔，是什么一回事？这些基因会较自由积累中性变异，因为这些基因的突变其适应后果已被删除被隔离。定型为何演化？或这是否只是副产品？有许多猜测。坦白说，在大多数情况下是没有头绪。这是一个开放的研究问题。

整体生物性状，例如肢体数目，受到隔离，有些人认为原因不是被选择所隔离，而是因为在细胞的微观层面有非常强大的选择力量指导基因信号通路。若是这被隔离，副产品在较高层次也被隔离。我们不知道是什么情况，但我们知道有定型这回事，也知道这有后果：容许隐藏的遗传变异积累。这是为何有中性基因的第四原因。

导致随机改变的机制

什么导致随机或遗传漂移？这会产生中性，但中性基因又会发生什么事？这些机制可以把随机性引入演化；可能还有几个。

第一是基因突变。第二是孟德尔彩票：减数分裂就像公平硬币的想法。然后有一些种群层面的效应。可以把突变看作是分子事件。孟德尔彩票是细胞事件。**奠基者效应** founder effects 和**基因樽颈** genetic bottleneck 是种群效应。种群效应是任何规模种群生殖成功的变异。所有这些东西是因为随机变化。我逐一解释，让大家更具体感受是如何运作。

1. 突变 mutation　突变是随机的，是有一些意义。在一些位点突变发生比其他更频繁。病原菌遇到挑战性的环境，会向下调节其 DNA 修复以提升整个突变率。增加整个基因组的突变率是相当简单的事情。只要忽视修复，变异就会更快。如细菌进入新环境，例如致病细菌进入有非常活跃和威胁性免疫系统的脊椎动物，就会增加突变率。

核苷酸类之间的转换：嘌呤转换为嘌呤，嘧啶转换为嘧啶，比异类颠换更为频密。因此，嘌呤突变成为嘌呤，比嘌呤突变成为嘧啶的频率较高。

突变不会在表现型空间产生随机变化，只能导致继承的可能性有改变。人类种群只有非常，非常小的突变值，会在背部中央长出五官之外的第六官，可以变成天使的翅膀，突变值非常少。蚌类只有很小的突变值会长出可在空气呼吸的器官。

突变并不涵盖所有可以想像的表现型空间。突变干扰已知的演化谱系已产生的继承可能性，不在表现型空间作出随机变化，但突变的随机性有极重要的意义。突变的表现型效应与突变发生的生物之需要，两者之间没有系统性关系。随机是指适应度方面。

当这些细菌进入脊椎动物的免疫系统时，有突变对它们会是非常方便，而这正是它们要做的事情，以避免宿主的特定防卫策略，但它们做不到。大自然给它们的只是就特定功能的随机突变；如它们有很多后代，其中一个可能靠运气有正确的突变。

同样，在各位的情况，如适应度容许你看电脑屏幕 48 小时而不会头痛，不用去卫生间，这可能是非常方便。这种突变是不会因为你需要这功能而发生。你的基因组会充满著随机突变，很可能你的子女可以看屏幕比你长一点时间。但这是因为随机发生，不是因为发育或演化可以预见这功能将是有益。

突变过程产生很多变异，而天择会编辑，排序，甄选。在变异产生的一刻，变异的潜在功能不是问题，它只是让变异发生。

2. 减数分裂是公平的硬币 大家可能觉得这说法很无聊。大家都听过减数分裂，听过孟德尔定律。一个基因进入某一个配子的概率是 50%。大家都熟悉，因为知道生男生女的概率各为 50%，这是因为性染色体以及所有其他染色体，非此即彼的概率是 50%。

这是绝对惊人。为何我的 Y 染色体不是霸占行动的 80%？为什么是 50%？实际上，这是深层的东西。如建立制度，让每一潜在竞争因素被迫具有相同机会，这些因素便必须合作，因为只有这样才能提高本身的机会，同时也增加别人的机会。

这特殊效应称为**基因议会** parliament of the genes，就是这个理由。这是大自然约在二十亿年前的发现，找到这个原则；我们的政治学直到启蒙年代才发现这原则：民主是稳定的体制。减数分裂是民主。在减数分裂中，每基因有公平机会，即是说在某种意义上这是一基因有一票的情况。

稍后再谈减数**分裂隔离** meiotic segregation 的公平，但这背后有总体思路。刚才给出的小场景解释为何被选中，选中它是要压抑冲突。遗传学的所有其他方面都是演化而来。无论是遗传学，细胞生物学，或是发育生物学，都有选择性进程产生你研习的科目，也有被排除的其他方法；你只看到大自然可以产生的一个样本。这本身就是有趣的研究项目。

回到基因议会。我提到冲突。有些事物称为减数**分裂驱动因子** meiotic drivers。有些基因实际上改变了孟德尔定律，改变了基因进入下一代的概率。减数分裂驱动因子是灵巧的机制，利用远程毒药和短程解药。减数分裂消减驱动因子的运作，通常是杀掉没有自身副本的细胞的基因，并对本身的细胞给予解药。

在卵巢，睾丸或该生物的任何器官，都有这些细胞；生物驱动因子扫除竞争，促进本身利益。这些东西四处都有；常见於果蝇，有证据表明人类基因组也有减数分裂驱动因子。

一旦演化出双倍体状况，之前已有减数分裂驱动因子入侵的悠久历史，所有其他基因的回应是希望赶走这些减数分裂驱动因子。后者歪曲了前者的利益。染色体的基因与世无争。一些野蛮土匪走来抢走基因的利益，基因传给下一代的概率只有 20%，而不是 50%。谁都不愿意。这不是好买卖。整个基因组因而出现各种机制，以抑制减数分裂驱动因子，结果是一个非常复杂的机制，称之为减数分裂。

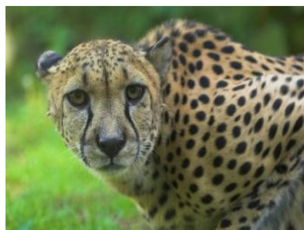
这不是减数分裂公平的复杂性的唯一可能原因。这似乎是合理解释。请大家考虑民主的文化演化，决定这是否可能被历史的作弊行为推动，特别是不再代表人民利益的叛逆领导人。我认为有相同之处，《独立宣言》有阐述。

3. 小规模种群产生的效应　种群层面也有导致随机变化的机制。其一是**奠基者效应** founder effect。假设发现一个新种群，只有你一人。种群本来有较高的蓝眼睛概率；有了你，褐眼睛的概率较高。为了要选择你，掷硬币决定。在这种群奠基时有样本的随机事件，只是在大种群中取样几个个体。



（皮特凯恩岛居民）

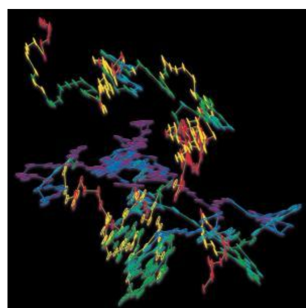
结果就是有某些人类遗传疾病在人类种群中罕见，但在一些只是由少数人奠基的种群中却是普遍，包括在魁北克的泰萨二氏病 Tay-Sachs disease，好望角南非白人的在卟啉症 porphyria，皮特凯恩岛 Pitcairn Island 的糖尿病。只是在大种群中取得小样本，得到的不具代表性，有时这包括遗传性疾病。



产生随机性的另一种群层次现象是**瓶颈** bottleneck。这发生在种群崩溃，收缩为非常，非常小的数量，只有少数等位基因能够通过。大种群的基因可能有很多版本，但如果只有两三个体奠基新种群，他们是双倍体，那么两个人只有四个基因版本。如原来种群有二十个等位基因，可能通过瓶颈的最大数量只有四个，遗下了十六个。

猎豹似乎就是这样。它们明显几乎是完全纯合子，特别是它们的免疫基因。有一个奇怪的生物事实，就是可以从一只猎豹采下皮肤，移植到世上任何一只猎豹。换句话说，猎豹的免疫系统

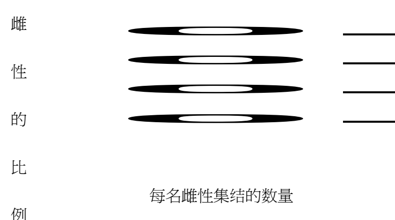
认为世上任何其他猎豹的皮肤样本是本身的皮肤，没有发现有差别。这也许是信号：猎豹在过去几千年曾经历极小种群的瓶颈。



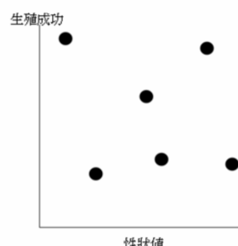
4. 遗传漂移 genetic drift　遗传漂移是中性化的结果。这是中性基因随机游走的频率。在显微镜下看，布朗运动 Brownian motion[43]是悬浮在液体或气体中的微粒永不停息的无规则运动，透过显微镜看到小尘粒跳动，实际上是水分子随机影响尘埃粒子的结果。在种群层面，水中热力的变化可比喻为家族规模的差异。基因经历了孟德尔的减数分裂彩票，来到受精卵，进入受精卵。受精卵长大。

这特殊的基因是中性的，对生殖成功没有影响。但基因到达的个体可能是属於小家族或大家族，这与基因的功能没有任何关系。这家族可能有两个孩子，没有孩子，或很多孩子；只是决定於硬币随意一抛的概率。

这就是我所谓结合减数分裂彩票与生殖成功变异的意思。这是在所有种群中发生的过程。人们第一次了解遗传漂移，认为这发生在小种群，因为小种群没有大数定律的所有平滑效果。但这会发生在任何规模的种群。我的意思是这是生殖成功差异的有趣后果。如这与性状或者基因有强烈相互关系，这产生天择。如果没有相互关系，产生漂移。

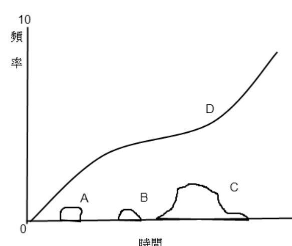


导致 Galapagos 群岛朱雀鸟嘴形狀适应化的生殖成功变异，同样导致中性的等位基因有随机漂移。



个体一生有 0, 1, 2 或 3 个集结，这个体的基因最终如何是**随机**的？什么造成适应性基因和中性基因的差别？

演化的真正迷团之一，是关於个体一生中有一个，两个，三个**集结** recruit，或甚至没有，最终什么做成适应性基因和中性基因的分别。我已经对这问题勾画四种可能的答案。在任何特定情况，我们通常不知道到底哪一个对此影响最大。



中性的等位基因有什么事发生？有突变 A 发生，通常突变会稍为增加然后消失。等待一段时间，另一突变 B 发生。顺带一提，我们看到的是种群中许多不同基因。等待一段时间，另一突变 C 发生。突变进入种群。

---

43 http://www.universetoday.com/wp-content/uploads/2010/09/Brownian-Motion.jpg

突变会变得固定的概率是相当低，因为概率与频率成正比，是与 1/N 成正比，频率=1/N。如突变是罕见，频率非常低，因此被固定的概率很低。但是，偶尔突变有办法通过漂移的一切，又有办法进入一些生物，这些生物一生平均有两个后代，突变就会固定。

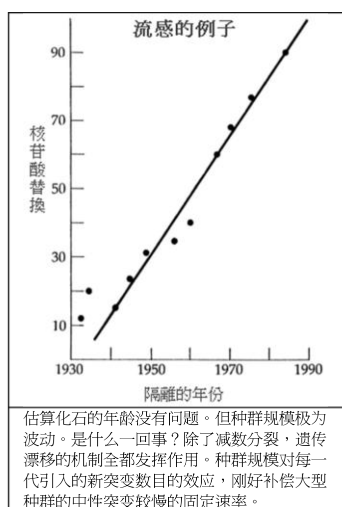
如果只是看看这类型的突变，变得固定所需的时间是与种群规模成正比。因此，在小种群事情会固定得比大种群更快。大种群有较多事件，有较多突变发生，但需要更长时间才固定。

因为较大种群有更多突变，结果是规模刚好弥补了较长的固定时间。如只是算数有多少得到固定；无论是小种群或大种群这两种情况有相同数量的突变得到固定。这即是说：在演化史的过程中，种群可能经历过崩溃和爆发；如你是研究 DNA 的遗传学家，回顾种群是否经历过崩溃和爆发，有多少中性等位基因得到固定最终是没有分别。它们只是持续地固定，不受种群规模影响。

我们不知道那一个会固定，不知道有多少会固定。因此，分子钟就像原子钟，被放射性衰变驱动。我们不知道那一个原子会衰变，但就指定的放射性物质，我们知道有多少会衰变。

这原因是大数有规律，有规律是因为有大量的独立事件。单倍体基因组有三十亿硷基对，一个摩尔质量的铀有 6 X 1023 个原子；这些大数为过程带来规律。

就是这些连接微演化与宏演化，在基因组的中性部分建立统一的替代率。这是分子演化重构生命树的假设。这方便我们估计到达最后共同祖先的分支长度和分支点。这方便我们对系统树作出比较性推论。因此，中性演变实际上是建构演化框架的核心工具，不要等闲视之，要理解，因为这是规律的源头，让我们可以深入回到地质时间。



估算化石的年龄没有问题。但种群规模极为波动。是什么一回事？除了减数分裂，遗传漂移的机制全都发挥作用。种群规模对每一代引入的新突变数目的效应，刚好补偿大型种群的中性突变较慢的固定速率。

作为例子，这是流感发生时的核苷酸替换。这是仍然在冰箱的隔离菌，约在 1925 年至 1990 年收藏在这里。我们对年份的估计没有任何错误，我们知道是什么时候隔离它们。种群规模曾有急剧波动。在某时刻，其中一些流感病毒是在中国东南部几只鸭或猪。另外的时刻，它们寄住在世界各地十亿人。它们经历了巨大波动，以及颇为稳定的替代率。

所有遗传漂移的机制都在此发挥作用，除了减数分裂；因为流感是病毒，不经过减数分裂。较大种群中性突变的固定速率较慢，刚好弥补种群规模差异的效应。因此，即使在传染病如流感，分子时钟是运作良好和稳定。

一些警告。不同蛋白质以及蛋白质不同部分以不同速度演化。它们只使用非转录 DNA 序列。因为不同的世代时间，谱系之间有一些分歧。

我不会谈论**适应不良** maladaptation，因为用了太多时间谈论中性。你自行阅读这题目，我只给出基本想法。如天择在一个地方强劲，生物适应得很好；但它迁移到另一地方，无论是什么原因，适应不理想。产生过剩生物的地方，称之为「**源** source」；对生物没有好处的地方称为「**汇** sink」。在「汇」的基因表达以前适应「源」的生物。如生物在一个地方适应得很好，迁移到另一个完全不同的地方，生物永远不会有机会在「汇」这个新地方进入演化均衡，那就是对「汇」适应不良。这是适应不良如何发生的基本想法。

这一讲的要点：减数分裂就像公平的硬币；中性等位基因的固定就像放射性衰变；中性等位基因的稳定固定产生一个分子钟，连接微演化和宏演化。

附录

译注：教授因时间所限，没有多谈适应不良的演化。他提供了两个案例的投影片，由此找到以下的译写资料。



美国德州的食蚊鱼有两种栖息地。生活在淡水溪流的幼鱼，比生活在三百公尺以外咸淡水河口的幼鱼数目较少，体型较大，但生殖能力较差。咸淡水是「源」，一些鱼群随著满溢进入淡水「汇」，后来的修路工程分隔了「源」与「汇」。实验把「源」和「汇」取得的鱼种，分批在淡水 F 和咸淡水 B 饲养一星期，然后交替放在淡水 F 和咸淡水 B 饲养，因此有以下的组合：FFF, FBF, FBB, BFF, BFB, BBF, BBB。还有两个类似的实验，一次用药，一次用夏威夷的鱼种在分批在淡水和咸淡水饲养。总结果证明淡水饲养的鱼种存活率较低，体型较短，体重较轻。

两个组群的终生性状的差异，主要成因不是当地的适应（演化论解释）或是发育对早期环境的敏感度（个体发育原因），而是对淡水环境适应不良（生理原因）。实验又证明，引入咸淡水鱼种可以改善淡水组群的性状和生殖能力。[44]



藍冠山雀



[45]

柔毛櫟



[46]

冬青櫟

蓝冠山雀生活在法国南部，以两种橡树为栖息地：落叶的柔毛栎（源）和常青的冬青栎（汇）。无论是那一个栖息地，蓝冠山雀每年都在同一天下蛋，这很配合「源」的食物供应情况，但不配合「汇」的情况，早了三星期，所以蓝冠山雀在「汇」的生殖成功率低。因为「源」经常有移民补充「汇」的人口，所以「汇」的适应不良人口得以保持。

但是在欧洲其他地方，例如在地中海的科西加岛 Corsica 和北欧，有相同基因的蓝冠山雀已经适应常青冬青栎栖息地；在这些地方，种群没有来自落叶柔毛栎鸟群的补充。科西加岛的案例尤其有意思。七千五百年前，科西加岛长满著落叶柔毛栎，当时的蓝冠山雀应该是已适应这栖息植物。在三千至四千年前，常青冬青栎逐渐入侵科西加岛，现在占了宽叶树 47%，落叶柔毛栎

---

[44] 取材自 Stearns, S.C., and R.D. Sage. *1980. Maladaptation in a Marginal Population of the Mosquito Fish*. http://www.yale.edu/eeb/stearns/pdf/03.Stearns1980Evolution.pdf

[45] http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Large_open-grown_downy_oak_tree.jpg

[46] http://apps.kew.org/trees/assets/images/tree_quercus_ilex_main.jpg

只有 3.3%。岛上的蓝冠山雀现在很适应常青冬青栎，反而不适应落叶柔毛栎。这说明「源」与「汇」的对比关系是可能倒转的。[47]

[47] 取材自 http://ecamp.usach.cl/Portales/digeo/asignaturas/ecologia/Dias%201996.pdf

第五讲：天择如何改变种群的基因成份

今天谈论适应性遗传变化。先布置好舞台，请大家考虑以下的提案。地球上每一个演化的变化，导致产生一些大家认为是灵巧，有趣或是精心设计的事物，无论是蝙蝠的大脑，脊椎动物的免疫系统，核糖体的美丽结构，减数分裂的精密，都是通过适应性遗传变化的过程才会发生。之前有突变发生，影响了一个过程或结构；如这增加了生物的生殖成功，演化会保留这突变；如果没有，突变消失。

今天谈论的是在在一生中运作的非常基本的机制，这导致信息积累。讲座的重点：有四个主要的遗传系统，也有一些有趣的例外。但四个系统已足以涵盖地球上生物基因的变异。

这些系统就是**有性** sexual 与无**性** asexual，**单倍体** haploid 与双**倍体** diploid，两对的差异对演化的速度有很大影响。各位是有性双倍体，演化缓慢；病原体是无性单倍体，演化迅速。这是你应该知道的重要事情。

进入种群遗传学的方程式——这些只是代数——重点是你随时可以在书本找到，可以容易编写程式，即使是简单的报表软件，例如 Excel，可以多番练习以理解它们的基本属性。如果你上网，用谷歌找寻 Hardy-Weinberg 方程，会得到全国二十个网站，一些种群遗传学教授已把一些套件上线，让学生练习，可以产生美丽的图画和类似的东西。

现在很方便取得这些工具。重要的是大家要知道：（a）有这些工具，它们是重要；（b）其主要后果是什么；和（c）有需要时如何取得。我不会要求你在期中试重复 Hardy-Weinberg 方程的推论。但我希望你知道为何这是重要，以及这有什么内容。

我希望你记住的第三件事，是适应性遗传变化何时出现，它几乎总是在开始时缓慢，中期快速，末期放慢。表达基因频率随著时间推移的图表看起来像 S 型。这是第三件事。就是这样，讲座开始。现在先说说这决定的背景。



1993 年，Rolf Hoekstra 和我开始整理这本书的第一版本，我邀请 Rolf 合著，因为他是种群遗传学家。他卓越不凡，头脑清醒。他喜欢和精通那些方程。Rolf 和我请教世上十五位演化生物学家的先进：「什么是重要的？生物学家要了解演化学的什么？这是为了所有人。这是为了医生和分子生物学和发育生物学家。他们应该知道什么？」我说：「Rolf，你的任务是弄清楚体遗传学那一部分。」他在两星期左右后回覆：「Steve，我不认为有什么。」

我很震惊。我说：「Rolf，你是种群遗传学家。这东西是重要的，对不对？」然后他说：「我们通常教授种群遗传学，是利用一大堆有关在选择下漂移和频率变化等等的方程，大多数人最终不需要这些。他们只需要知道的是有四个主要的遗传系统以及遗传改变是慢，快，慢。」

这就是讲座的来源，来自一位深思，徵询很多人的仁兄。

这是大纲。我给出背景，导致演化生物学高度集中於遗传的历史背景。我会略为谈到主要的遗传系统。然后快速讨论「选择」中的基因频率改变；有时间的话，我会讨论数量性状的选择。如果我不讨论数量性状的选择，那是因为我和大家另行讨论一些有趣的迷团，这讨论比我提到数量遗传学更重要。

基因如何成为演化思想

先说说基因如何成为演化思想的关键因素。达尔文没有提出可信的遗传机制，也没有读过孟德尔的文章，这是在《物种起源》出版之后六年才发表的，但这是在达尔文建构后来版本之前，他的回应是在后期版本加入 Lamarck 的原素。如果你读《物种起源》的第六版，内有一些 Lamarck 的陈述：继承后天特性。

达尔文的最初模式有什么问题？他在 1859 年认为遗传是如何运作？他有一个混合遗传的模型，认为当**配子** gamete 形成时，在躯体各部份吸取环境信息的**泛子** gemmule[48]，一窝蜂进入性腺 gonad，把环境信息带给配子，而然后当受精卵形成，父母亲的信息混在一起，就像液体混合。

换言之，他不认为基因是独特的物质物体，他想像基因是液体。红葡萄酒和白葡萄酒倒在一起成为桃红葡萄酒。桃红葡萄酒和白葡萄酒倒在一起，得出浅桃红色。如此这般继续，红色很快完全消失。混合继承，问题是父母双方的条件在混合中失掉了，没有真正的保存信息。

这就是达尔文受到攻击的原因。他不知道有孟德尔，采取了 Lamarck 的主张；他错了。遗传学成为争议的议题。1900 年，许多人同时重新发现孟德尔定律，研读孟德尔的文章，意识到他们已经错过了三十五年。

加州理工学院的 Morgan，Sturtevant 和 Bridges 研究果蝇，证明**染色体** chromosome 携带基因。当时的细胞学已相当成熟，知道染色体有精细的行为，例如**有丝分裂** mitosis 和**减数分裂** meiosis，人们在 1915 年指出实际上染色体行为是符合孟德尔定律。当时他们不知道染色体由什么组成，没有遗传密码的概念，但在 1915 年通过实验证明基因是在染色体。

但是，仍然有一些问题：所有这些是否可以实际上在种群层面运作。当时不知道是可以依据孟德尔遗传学构造服从孟德尔定律的种群，让自然选择发挥作用。要做到这些，要用到相当数量的数学。Ronald Fisher, J.B.S. Haldane 和 Sewall Wright 在 1918 至 1932 年做到了。

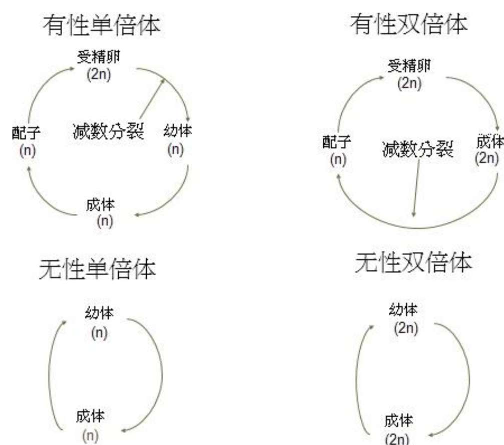
他们发明了现在认为是基本统计学的大部份内容。Fisher 发明**方差分析** analysis of variance，以了解**计量遗传学** quantitative genetics；Wright 要发明**路径系数** path coefficients，以了解谱系如何转化为继承的模型。他们奠定了基础。

---

[48] Gemmule 更常见的意思是「胚芽」或是神经细胞的「芽突」，不要混淆达尔文在泛生论中假定「泛子」是获得性状的遗传粒子。

因为以上种种，遗传学在 20 世纪被视为演化生物学的核心，而且极为集中在这方面。除非能证明符合遗传学，很多人不会接受任何有关演化过程的说法。这好像是金科玉律。如果在遗传学不能做到，如果可以证明不符合基因的逻辑，那么说法在理论上就站不住脚，甚至无需取得数据。因此，年轻的一代兴致勃勃发现不符合的案例，并拿出**表观遗传学** epigenetics 和很多这样的东西。这不是今天要讨论的。

遗传系统

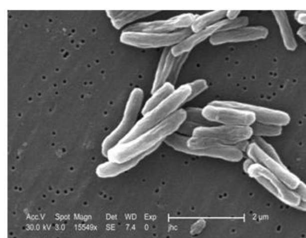


物种的遗传系统，是变动率的真正基本决定因素。世上有「有性 sexual」与「无性 asexual」物种，又可分为「单倍体 haploid」和「双倍体 diploid」；以「性」划分，有其他复杂的问题，此外还有其他「倍体」。特殊的案例：无性脊椎动物：一些无性蜥蜴。还有一些有趣的无性鱼；一些青蛙是半无性，利用雄性精子，但没纳入发育中的胎儿，只是用来刺激发育。有一个案例是圈养的无性火鸡。脊椎动物的无性类型不是很多。

无性类型常见於植物。当然，大多数细菌是无性，但细菌确实有一些是「有性」。各位是双倍体；你的成体是双倍体。大自然中一些可识别的大东西是单倍体。大自然中常见的单倍体植物是苔藓是单倍体。

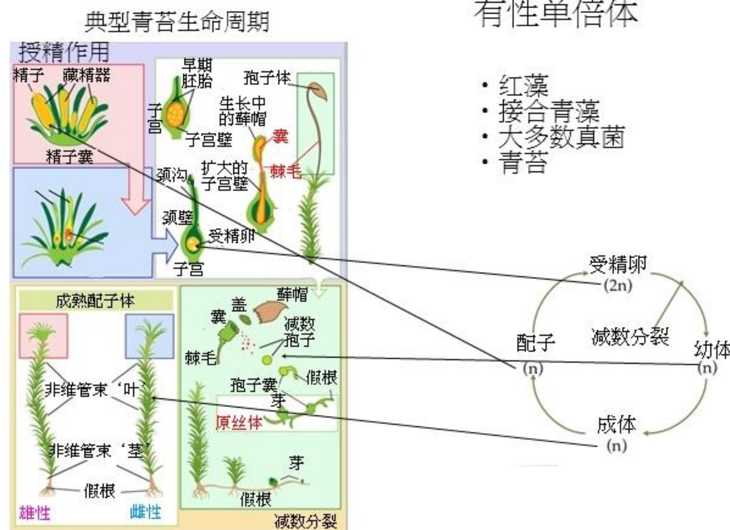
这四个系统是怎么一回事。有性单倍体和有性双倍体的分别，是在生命周期中减数分裂发生的一刻。如成体是双倍体，减数分裂发生在成体产生配子的生殖腺，然后以受精卵形式发育，发育生物的所有细胞都是双倍体，这就是**双倍体循环** diploid cycle。如受精卵立即减数分裂，或是在形成后不久减数分裂，发育中的幼体是单倍体，成体也是单倍体。苔藓是这样。无性单倍体和无性双倍体，说来很简单。无性双倍体只是复制自己，经过有丝分裂，制做下一代。无性单倍体，同样的事情。

这就是四大遗传系统，有很多很多的不同版本。

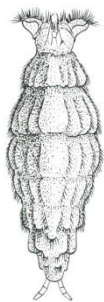


結核分支桿菌

无性单倍体包括结核病的病原体，蓝绿藻，面包霉菌，青霉素菌，细胞黏菌；它们构成地球的大部分生物。



有性单倍体 sexual haploid 包括青苔和红藻；大多数真菌是有性单倍体。图片可以看到单倍体成体在生命周期中的位置。左上小图是配子在成体头部形成。左下小图是雄性和雌性配子的编码在**配子体** gametophyte 不同地方。右上小图：精子进入植物顶部的胚珠，形成受精卵；幼体实际上是在这里发育。右下小图是减数分裂，孢子成为单倍体孢子走出去。这是有性单倍体的生命周期。



无性双倍体 asexual diploid 包括腰鞭毛虫；大约有十组**原生生物** protoctist（以前称为原生动物 protozoa），也包括一些有叶绿素的单细胞生物：单细胞藻类，一些原生动物，一些单细胞真菌。有很多的多细胞动物是无性双倍体，图片的蛭形轮虫被称为「丢脸的古老无性」。

蛭形轮虫没有雄性，但演化生物学家不认为这是丢脸。暂且不计细菌，几乎地球上的所有无性多细胞生物是相对较近代源自有性的祖先，除了少数例外，这是一个例外。有许多许多文献讨论性的演化，指出性其中一项好处是可以长期存在。

长久以来，有性物体已是生命树的性态，而无性生物是它的分支，我们没有看到很多古老的无性物体。稍后谈到性演化时，会讨论原因；原因是由於突变，由於病原体，「有性」维修损坏和保卫生物免受攻击。蛭形轮虫是一个维护不足，防御薄弱的生物，看起来也许三亿年已经没有「性」了。丢脸的是我们不知道它是如何做到。这就是为什么它被称为丢脸的古代无性。是的，这是「丢脸」一个非常有智慧的定义，我同意。



有性双倍体 sexual diploid。各位是有性双倍体，图片的蜜蜂和花是有性双倍体。大约有二十个动物「门」是有性双倍体。许多植物，大多数多细胞植物，并有一些藻类、原生动物和真菌是有性双倍体，包括疟疾，昏睡病病原体。

有些物体在单倍体和双倍体之间游移，没有那一个占主导地位。在单倍体和双倍体之间游移的有孔虫门、担子菌纲（蘑菇）、微孢子虫的寄生虫、端复胞器门，例如疟原虫属（疟疾）。在有性和无性之间游移的有一些轮虫、一些刺胞动物（珊瑚和近亲）、一些水跳蚤（多毛虫）一些节肢动物（蚜虫和水跳蚤）。

意大利那不勒斯港口底层有一种伟大的小节肢动物，实际无所不能。同一品种，可以是无性；可以出生是雌性，变成雄性；可以出生是雄性，变成雌性；可以出生时是两者。有些物体真的很灵活，但大多数并非如此。有性和无性的时机，是所有这些物体其生命周期重要的组成部分。



例如，去年秋天世界大部分地区的海洋有巨大的水母盛开，这也是复杂生命周期的部份。海洋底层有一个无性阶段，积存起来看似是一堆盘子，顶部的盘子翻转变成水母。水母交配产下幼虫，幼虫沉变成海底的无性物体，成为一堆盘子。那里有很多变异。所有这些事物可能演化自

遗传学约束演化[49]

遗传学约束演化，遗传学对演化思想的影响，一如化学影响代谢和结构，也一如物理学影响化学。这有广泛的比喻。要了解分子和细胞生物学，就要学习很多化学。要略为了解演化，就需要略为学习演化如何限制遗传学，需要一些数学。

英国数学家 Godfrey Harold Hardy 和德国医生 Wilhelm Weinberg 分别在 1908 年和 1909 年各自独立证明遗传平衡的规律，之后合称为 Hardy-Weinberg「定律」，描述群体中等位基因频率以及基因型频率之间的关系。种群在不受干扰的理想情况(理想因素有种群规模够大，随机交配、没有回避任何表现型的选择、种群没有迁移或迁入、正染色体位点)，经过多个世代，基因频率与基因型频率会保持恒定并处于稳定的平衡状态。实际上，总会存在一个或多个干扰因素。因此，这「定律」在自然界中只是不可能的种理想状态，并作为测量遗传改变的基准。

这定律假设大种群有随机交配。要有大种群的原因是让那些 p 和 q 是实际的准确计量。在小种群，它们是杂音，但在大种群却是良好，稳定的估量。如果有随机交配，这即是说发生交配是与每类型的频率成正比。

---

[49] 译注：教授假设学生已熟悉 Hardy-Weinberg「定律」，原文这一节只是略略提到，之后以数学方程表达每个遗传系统的基因演化如何影响下一代。投影片的方程式看不清楚，解题步骤不容易明白。因此，译本补充简介 Hardy-Weinberg「定律」，原文投影片的数学方程看不清楚，只能割爱。这一节的内容部份取自原文，补译材料取自 http://www.uic.edu/classes/bms/bms655/lesson13.html，http://zh.wikipedia.org/wiki/哈代-温伯格定律

Hardy-Weinberg「定律」

简单例子：单一位点有两个等位基因：显性者是 A_1，其出现在种群的频率为 p；隐性者是 A_2，其频率为 q。（这例子只有两个等位基因，事实是可以有很多的。）

p =（A_1的数目）／（A_1的数目+ A_2的数目）

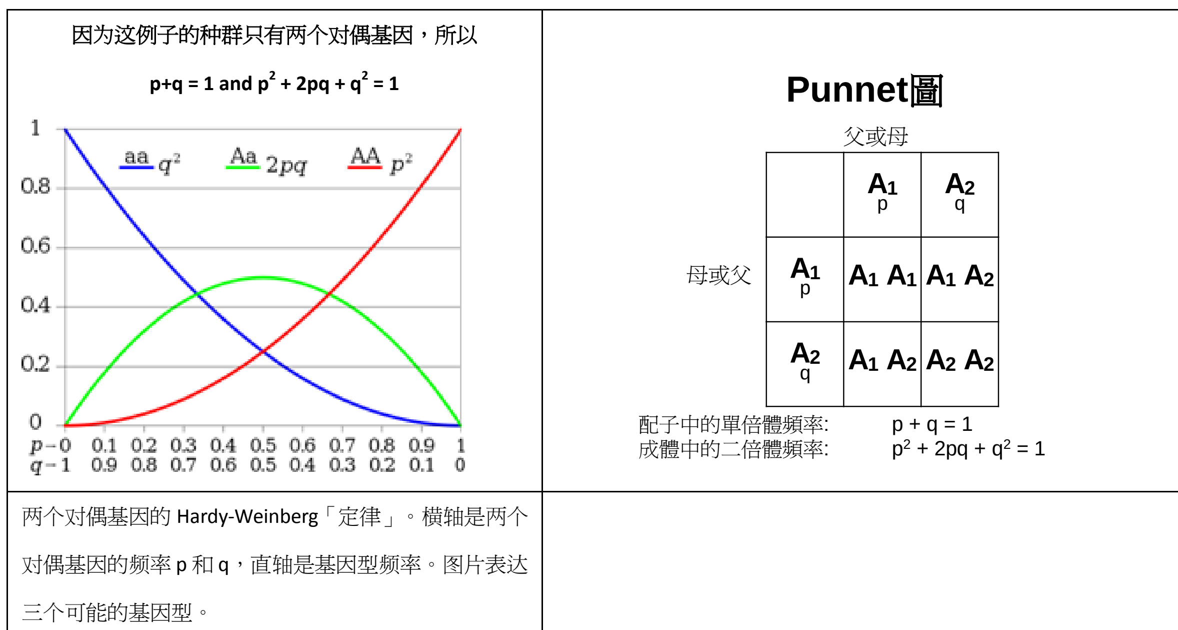
q =（A_2的数目）／（A_1的数目+ A_2的数目）

$p + q = 1$

$\mathbf{p^2 + 2pq + q^2 = 1}$

频率 frequency：一些性状是孟德尔型，容易在表现型识别。例如：人类的孟德尔性状其中一个是能够卷舌头。我能卷舌头。在座有多少人可以卷舌头？大约 45 人。有多少人不能卷舌头？大约 30 人。卷舌头的频率是 45 除以 75，就是这样得出数字。另一个频率是 1 减第一频率。

如龚基种群中的显性等位基因 A 的频率是 p，隐性等位基因 a 的频率是 q，随机交配一代之后的基因型频率会稳定下来：



两个对偶基因的 Hardy-Weinberg「定律」。横轴是两个对偶基因的频率 p 和 q，直轴是基因型频率。图片表达三个可能的基因型。

Hardy-Weinberg 定律应用於有性双倍体，会得出这样的 Punnet 棋盘图。亲代中其中一个等位基因的概率是 p，另一个的等位基因的概率是 q。其他亲代也是如此。这些都是可能由此而来的受精卵。这一个的概率是 p^2，这一个的概率是 q^2，而两个一起的概率是 2pq 。这只是简单的基本概率理论。

Hardy-Weinberg 定律的重点：种群在理想情况（不受特定的干扰因素影响，如非随机交配、选择、迁移、突变或种群规模有限），经过多个世代，基因频率与基因型频率会保持和处於稳定的平衡

状态。即是有关种群作用的积累信息不会因为随机原因而改变。如果这会改变，是因为大种群被选择所影响。

这即是在种群层面，复制是准确和公正，一如在细胞层面。当然还有遗传漂移，但不用担心，因为遗传漂移影响的事情，不会影响选择，而我们是在建立选择的模型。

Hardy-Weinberg 定律可用於检视在发生的选择过程，也意味著大种群的随机交配保存了在过去发挥作用的信息，因此无需一切从头来过。这保证了公平，是消除冲突的条件，今后的讲座会说明。所以 Hardy-Weinberg 的情况，是指在上一代种群的一切有完全一样的机会，依照频率的比例传给下一代；什么都不会改变。

假设种群中每万人有一位受常染色体隐性遗传病影响，频率即是 1/10,000。如种群处于 Hardy-Weinberg 平衡，这频率=$\mathbf{q^2}$，该隐性基因的等位基因频率 q=$\mathbf{q^2}$ 的平方根，即是 1/10,000 的平方根=等于 1/ 100=0.01。因为 p+q= 1 ，所以 p 是 0.99，非常接近 1。代入 $\mathbf{p^2 + 2pq + q^2 = 1}$，基因携带者（杂合子）的频率（2pq）通常近似 **2q** ’因为 **p** (0.99) 是近似 1。基因携带者的频率是 1/ 50。

换句话说：常染色体隐性遗传疾病在种群的频率是万分之一，携带者的频率是 1/50。历史不时有某些团体提出不允许受某些顽疾个人生殖下一代，以根绝有害疾病。以上例子足以说明这是毫无效果。即使疾病频率只有万分之一，携带者的频率依然有 1/50，在种群中的表现型正常携带者依然保留着这些基因，他们的孩子受影响的概率是：

2/3（成为携带者的概率）× 1/50（个体随机成为携带者的概率）× 1/4（两名携带者生育受影响子女的概率）= 2/3 × 1/50 × 1/4 = 1/300。与此相比，如携带概率同样是 1/50，两个没有亲属关系的个体，两者家族没有病历史，子女受影响的概率：1/50 × 1/50 × 1/4 = 1/10,000。

花一点时间讨论一个遗传辅导的问题。回到 John 和 Jill。他们堕入爱河，想结婚，但他们担心。John 的兄弟死於一种隐性和致命的遗传性疾病，宿主生育之前就病发致死。Jill 的家族没有这病症的特殊历史，但不是很多人知道这历史，因此从一般人群因这疾病致死的频率估算 Jill 携带这疾病的概率是 1%。

他们的孩子在童年死於这种疾病是什么概率？**答案：** (2/3) x ((2 x 0.9 x 0.1)/0.99) x 1/4 ≈ **0.03**。解释为何要使用这公式？公式为何出现 2/3 和 1/4？

John 的兄弟有致死基因的隐性版本，因此 John 是杂合子或隐性纯合子，他会携带基因，因此，有 2/3 机会他是携带或实际上有这种疾病。

如 John 婚后的孩子有这缺陷，夫妻都必须是杂合子，因此要特别注意他俩是杂合子的概率。如 John 是杂合子，Jill 也是杂合子，婴儿可能是隐性纯合子，在出生前夭逝；也可能是非常健康的

显性纯合子；也可能是杂合子。隐性纯合子的概率是 25%，显性纯合子的概率是 25%，而杂合子的概率是 50%。

但 John 和 Jill 的婴儿会在孩提时死於这种疾病的概率是在 1/4。John 是杂合子的概率是 2/3。如何知道 John 的父母都是杂合子？John 的父母有一个隐性的儿子，他们必然是杂合子。考虑到 John 的父母都是杂合子，John 的概率是 2/3，而 John 活到成年，其他 25%已死亡。因此，存活到成年的 2/3 是杂合子，1/3 是纯合子。

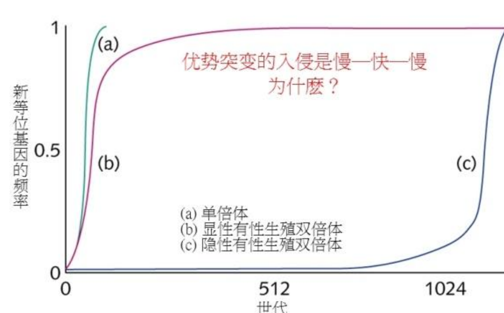
John 的父母可否一人是隐性纯合子，另一人是杂合子？如父母有一方是纯合子，这只能是显性纯合子，因为他（她）活到成年，生下孩子。如父母另一方是杂合子，唯一的可能性是两个孩子都是杂合子；但情况并非如此，因为 John 的兄弟死了。因此，John 是杂合子的概率是 2/3。如 John 和 Jill 的孩子会出问题，概率是 1/4。两者之间是什么东西：2 x0.9x0.1。Jill 是杂合子的概率是：1%的平方根是 0.1。1- 0.1=0.9。

遗传变化：慢—快—慢

要记住的要点：无性单倍体和有性双倍体的遗传变化，开始时慢，中间快，最后慢。单倍体变化比双倍体快，显性的变化比隐性快。为何是这情况？

先说任何形式的单倍体。每一基因都有表达，没有显性掩盖任何隐性的遗传信息。在单倍体中，基因是暴露於选择。

单倍体比显性双倍体较快，因为它是隐性基因。杂合子的反应一如显性，但包含隐性。如要计量演化率是显性接管种群的速率，这会是杂合子一直携带的一群隐性。发育遮盖两者之间的差异，实际上让隐性有优势和放慢了显性可以接管的速度。



隐性双倍体是最慢的。占优势的隐性基因躲在杂合子，速率就会减慢，原因是效应被其他等位基因掩盖。为何这是 S 形？以显性双倍体为例，为何开始时慢，中间快，结束时慢？首先集中在为何在结束时慢，然后也可以看看为何隐性双倍体在开始时慢。

要从图中得出答案，要考虑什么？接近结束时，种群有什么比例是杂合子形式？如显性有性双倍体的频率是 0.9，81%会是显性纯合子，18%会是显性杂合子，1%是隐性。显性杂合子是隐性纯合子的 18 倍。在这一点，选择正努力消除这 1%的隐性纯合子。它不能触及那 18%。

如重复这过程，数値是 0.01 和 0.99，会变得更加极端。种群越来越稀少是隐性纯合子。余下的隐性等位基因很多是在杂合子，选择无法在此运作。因此，事情会放慢。要摆脱不利的等位基因越来越难，因为这些基因越来越多是隐藏在杂合子，不是绝对数字，而是比例更大。

同样的思路可以描述为何隐性双倍体的演化改变，在开始时非常缓慢，而隐性基因在隐性双倍体中是占优势的。如新的隐性突变进入种群，这会是非常低的频率。其频率是 1 除以种群中的个体数目。隐性突变只可以与显性形式交配，所有婴儿都是杂合子。

因此，在开始时，选择无法对其进行操作。只有在两个杂合子走在一起交配(即是说必须有相当高频率)，才可以有隐性纯合子的婴儿，选择才可以操作。因此，这过程需要一段时间。由於是显性，需要很长时间才达到可以加速的地步。但到了结束时快，因为到了最后被选的是隐性，这会在被选后加速。

下一讲谈论基因变异的起源和保存。

译注：教授的讲义有以下几张投影片，授课录像没有提到。

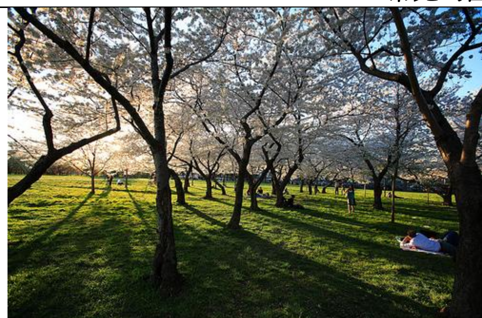
数量遗传学

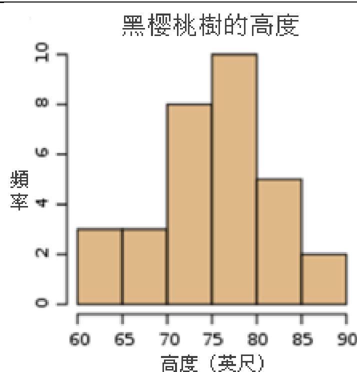
・孟德尔性状（特质）：
・互不关连，容易识别
・眼睛颜色，卷舌头
・量化性状（特质）：
・较多是近乎持续
・高度，体重，速度
・量化性状是由多个基因决定
・因此称为「多基因遗传形质」
・没有任一单个等位基因有足够效力可以产生容易识别的表现型。

译注：孟德尔形质（特质）是只可以由个体的两个等位基因以孟德尔方式遗传。两个等位基因中，一个是显性，另一个是隐性。形质只由其中一个基因决定，不受环境影响。人类的孟德尔形质例子：白化病、血型、短指症、下巴凹陷、酒窝、耳垂形状、耳垢、脸上雀斑、拇指弯曲、六指（趾）、美人尖（额）等等。另一些之前以为是孟德尔形质，近代发现可能涉及不止一个基因，其遗传过程可能较为复杂，例如眼睛颜色、发色、摩顿趾（第二脚趾比脚趾头长）、卷舌头等。这与教授提出的例子不相符。

阅读资料：陈瑞麟：孟德尔究竟发现了什么？从科学发现的本质谈起

常见的直方图





背景

・数量形质主导全生物生物学
・数量遗传学是基因如何连接形质的模型，没有指定机制。
・这是基于个体之间各自形质差别的値，即是个体之间的形质値的变异。

「累加」的区别

・一些对表型的遗传作用是累加的，即是个别基因作用的总和。
・不是累加的：
・显性–隐性关系

・上位作用：一个基因的作用取决于另一基因有那一等位基因。
・只能由某一给定一代的累加作用对选择作出回应。

遗传力的概念

・形质的遗传力，是由分离的等位基因其作用决定形质变异的比例。
・广义遗传力，是由全部遗传作用决定的比例。
・狭义遗传力，是只由累加遗传作用决定的比例；这些作用从一代到一代可以自由回应选择，不受显性或上位作用影响。

遗传力描述有具体背景的模式：不是成因，不是机制

•智力遗传

•智商遗传

•SAT 成绩遗传

•入读耶鲁大学的遗传

•建议源自这背景：

・Lewontin, R.C. 1970. 〈方差分析和成因分析〉The analysis of variance and the analysis of causes. 《美国人类遗传期刊》26: 400-411

第六讲：基因变异的源起和保存

今天谈论基因变异的起源和保存，这是继续讨论微演化机制的核心议题。人们感兴趣的原因，是除非种群有遗传变异，否则不可能对天择有回应，漂移不可能有任何历史记录。因此，我们需要了解这是从何而来，以及是否能保存。

如每一次有新突变弹出，立即被淘汰，原因可能是随机或有选择性，就不可能有演化。如果种群有很多变异，并长期持续又没有任何排序，地球上的模式与现在的会是完全不同。因此，这些问题实际上是演化遗传学基础部份的核心问题，影响了演化。

背景基本上是这样的。由于演化是基于遗传改变，我们需要知道遗传差异的源头，演化速度取决于种群的遗传变异数量，什么维持着变异。回到五、六十年之前的传统观点认为没有多少遗传变异，而演化实际上是受限于建立遗传变异的速度。

自 1965 年以来，随着发现蛋白质同工酶，尤其是现在发现了 DNA 排序的便宜方法，我们知道这是错的。大自然有大量的遗传变异。1975 至 1980 年左右有一系列研究，一些是关于 Galapagos 朱雀，一些是关于特立尼达孔雀鱼，一些是关于夏威夷吃蚊鱼，一些是关于世界鱼类种群对捕捞的反应，我们知道有大量遗传变异的种群经历强大选择时，演化可以是非常快速。

例如，面对气候变化和全球变暖这些问题，地球上所有物种能否快速适应？世上的草原种群或是生活在山区的物种，没有足够的遗传改变以适应现在面对的气候变化，它们就会灭绝。它们必需或是搬到另一处栖息地方，或是必须适应现在已改变的情况。讲座的大纲大概是这样。

突变

突变是所有遗传变异的最终源头。**重组** recombination 对变异有巨大影响。意思就是有性种群比无性种群有更多变化，大自然的种群有大量的遗传变异。突变可以是 DNA 序列变化或染色体变化；染色体变化可以是染色体数量或染色体结构改变。可以有基因复制等等。自然发生的突变，大多数是在 DNA 复制过程中。

在座准备当医生的，这很重要，因为组织有癌症的概率是与该组织的细胞分裂次数成正比；这是表皮细胞癌症比不分裂的细胞癌症更为常见的原因。心脏肌肉永远没有癌症，癌症常见于皮肤，肺和肠道内壁，因为每一个细胞分裂事件是一个潜在的突变事件。

DNA 序列突变是**点突变** point mutation，有可能重复；在染色体中也可以有倒位和移转。基因可以从一个染色体移到另一个染色体，也其实是可以扭转，沿着染色体朝着相反的阅读方向。

有很好的理由认为中间突变率是最优的。如突变率太慢，这基因的后代不能适应已改变的情况。如突变率过高，有关在以往用得着的积累信息会被突变破坏；没有表达的假基因情况就是如此。有一些中间突变率可能是最优的。

控制突变率的基因，其演化在无性生物比有性生物较为容易，因为有性的基因重组为了方便过程而打开基因。以下说明一下。

假设我参加 Greg 控制的旅程，我们也有时间付诸实行，他决定和我一起乘巴士往纽约。我们去到公共汽车站；由于重组，他乘坐一辆公车，我坐另一辆。他失去了控制我的机会，只是因为我坐在不同的公车。

这是重组对基因的影响。重组没有让我保留在与 Greg 一起的染色体，最终把我放在另一个不同的身体。因此，有性生物控制突变率的基因，与它试图控制突变的基因断线；因此，即使我在前往纽约的途中发明有利于 Greg 的伟大过程，他现在脱离了，不能受益于我的适应。

因此，更为合理的是会看到控制突变的基因在细菌和病毒这类生物中不断演化，多于我们看到控制突变的基因在人体内演化。有一些理由认为选择压力对人体因的影响是弱于对细菌的影响。有趣的是细菌可以有实验性演化，显示突变率会向上或向下演化，视乎细菌身处的环境。

突变率	
每一核苷酸	
RNA	10^{-5}
DNA	10^{-9}
每一基因(DNA)	10^{-5}-10^{-6}
每一性状（形质）	10^{-3}-10^{-5}
每一原核基因组	10^{-3}-（取舍？）
每一真核基因组	0.1- 10

列表是一些有代表性的突变率，作为思考的总体框架。RNA 的每一核苷酸的突变率约为 10^{-5}，在 DNA 是 10^{-9}。如演化是在 RNA 世界开始，因为信息受到侵蚀而要降低突变率，可用某种方式调控 DNA 作为分子，而不是 RNA，这样就可以利用第四级的力度，因为 DNA 更稳定。

DNA 是非常稳定的分子，已经可能从骨骼化石中取出 DNA。Svante Paabo 正在进行项目，为原始的列尼安德特人基因组排序，已经得出尼安德特人序列的重大部份。DNA 是非常稳定的分子。在 DNA 中，每基因的突变率约为百万份之一；这像是减数分裂。每一性状的突变率约为 10^{-3} 至 10^{-5}。每一原核基因组的突变率约 10^{-3}，每一真核基因组是在 0.1 和 10 之间。

在大型国际会议中我听过美国国立卫生研究院的 Frank Drake 演讲。Drake 走到黑板前，在黑板写下 10^{-3}，他的演讲是关于原核生物的突变率。他谈这个数字谈了 45 分钟左右，没有投影片，没有别的，他只是兴致勃勃地谈论所有病毒和细菌似乎大致集中在每基因组的每代变异率；这是非常有力的迹象指出这是最佳速度，数以千计的物种已集中在这速率。

我问他这伟大的演讲为何没有任何投影片，他说在飞机上丢失了，这已发生了十次，没有投影片，他说得那么好，此后他改用这方法。因此，去年年初在这课程，我试图在讲课时不用投影片。学生百分之九十不喜欢，百分之十喜欢。所以，这一班还是有投影片。

人类有什么突变率？在座各有约四个是双亲没有的新突变，约 1.6 个有害的突变。在座约有一百人，意味着这课室有一百五十个有害的新突变是这一代独有。

突变在哪儿发生？在男性发生五十倍高于女性。这有很好的生物理由。在受精卵形成与生产精子之间，细胞分裂是多于在受精卵形成与生产卵子。在人类和哺乳动物发育，卵子大概是在胚胎发育第三个月停止，到了这时刻，在座女生的卵巢约有七百万个卵子。

自那时起，因为**卵母闭锁** oocytic atresia（杀死了卵母），卵巢的卵子减少了近七百万。女生开始月经时，卵巢约有一千五百卵子，从七百万减少至一千五百。在出生时，已经从七百万减少到一百万，在出生前已损失了六百万。这似乎是质量控制机制，确保存活的卵母细胞基因有非常好的状态。

有非常，非常不同类型的生物学影响卵子和精子的产生；女性有突变屏幕，男性没有。结果就是老年男性的精子有更多突变，突变存活的时间较长。

重组

对在种群中积聚的突变变异，**重组** recombination 做了什么？假设有十个基因，每一个基因有两个等位基因，各自在不同的染色体，即是这十个染色体的十个基因可以得到 3^{10} 个不同的受精卵。第一个基因有三个基因型组合：AA，Aa，aa。第一个基因可以做三件事。第二个基因可以做三件事。第三个基因可以做三件事。有十个基因。因此，彼此相乘得出不同组合的数目；如它们都是在不同染色体独立排序，这将产生 59,000 个不同受精卵。

如果一个真正的真核基因组可自由重组（人类没有）和无限互换（人类没有），受精卵的可能数目大约是 $3^{15,000}$ 或 $3^{50,000}$，大概是这规模。宇宙中的基本粒子数目只有 10^{131}。我们谈论的数目是不可思议的大。这即是说，在整个演化过程中，体内基因可能有这数量，但一直没有实现。遗传空间有很大部分还未探讨，只是因为地球没有足够时间让这么多生物存活。

可以看到独立的各种染色体自由重组，这比互换容易，因为染色体上的基因有距离，互换较频繁；如基因接近，较少有互换。很多物种的染色体数目曾经有演化。



我以前提到蛔虫。蛔虫是生活在脊椎动物肠道的线虫。有存活在狗的蛔虫，有存活在人体内的蛔虫，只有一个染色体。所以，这是极限，只有一个染色体。有些物种有数百个染色体。甘蔗有大约一百一十个染色体。[50]

物种的染色体数目在演化，而演化是颇为动态。实际上，单一物种的一些种群与这物种的另一种群有不同的染色体数目；当这两个种群的个体交配，其后代往往有发育困难，因为染色体数目有差异。丹麦家鼠有这样的差异。丹麦有一个地点有这样的杂交地带，在杂交地带这一边的家鼠有困难应付杂交地带另一边的家鼠；同一物种，但有不同的染色体数目。

家鼠有不同染色体数目，似乎出现在上一次冰期，它们来自不同地方重新霸占北欧。一些来自西班牙，一些来自希腊，相聚在丹麦，然后遇上这问题。

---

[50] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/7/7e/Ascaris_lumbricoides.jpeg/250px-Ascaris_lumbricoides.jpeg

互换也产生了很多的遗传多样性。互换的数量可以调整。**倒置** inversion 可阻止互换。翻转一大片染色体，让染色体中间的基因序列颠倒；在这染色体部份，倒置产生机械困难。在染色体紧靠排列时，这改变了染色体的形状，抑制在减数分裂过程的互换。

这恰好是有用的方法：把一大堆真正有相互作用的基因，在组合中相互锁起来，使它们不重组。这已经有发生，被认为是不少昆虫的重要演化。

要多久才留意到已经关闭了演化？

智力游戏：如关闭了有性种群的突变，会发生什么事？当然是不能真正做到这一点。如只是观察种群演化的速度，要多久我们才会留意到已经关闭了演化？

答案颇为有趣。我们可以挥舞魔杖，令一个中等规模的有性种群彻底关闭了突变，这种群常有的遗传多样性会重组，导致产生基因这么多不同新组合，需要大约一千代之后才会留意突变已关闭。

讲座开头提到突变是所有遗传多样性的源头。但是，一旦突变和演化已持续一段时间，种群已建立这么多的遗传多样性，其实可以关闭突变，而演化将持续相当长一段时间。在一千代之后才会失去动力和停止，需要很长一段时间。

遗传变异的研究

遗传从何而来？遗传变异从何而来，又有多少？这在过去五十年引发很多研究和争议。1965 年前，有**野生型** wild type 的概念。

人类基因组单倍型图(HapMap)

- 动机：把疾病与常见基因变异联系
- 涵盖人类基因组，至少每 5 kb 有 1 SNP（单核苷酸多态性）
- 分析 269 人在 10 500 个 5 kb 区域的全部变异
  - 尼日利亚 90 名 Yorubans（30 组父母子女）
  - 美国犹他州 90 人（30 组父母子女）
  - 中国北京 45 人，
  - 日本东京 44 人。
- 基因组是以区段来安排，每区有 30-70 SNP
- 可利用标签 SNP；需要 260,000-474,000
- 方法：使用标签 SNP 的排序或芯片
- 结果：
  - 单核苷酸多态性与疾病相关联
  - 部分基因组显示最近选择的标记

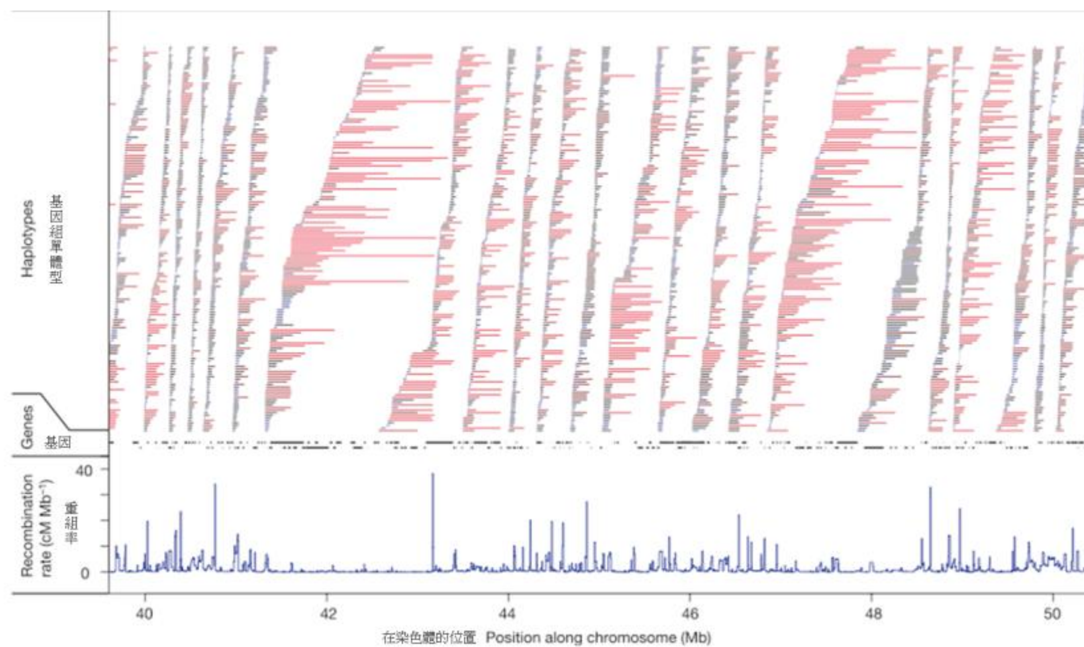
1965 年后，有了**电泳** electrophoresis，以及 Clement Markert, Dick Lewontin 和同事 Hubby 研究的影响，我们认识到有很多分子变异。以往的概念认为每物种有一定的基因类型已经站不住脚。世上生物有数目庞大的不同基因组。自 1995 年以来，我们得出很多 DNA 序列变异，现在有了**基因组学** genomics。

我想用一些在过去四年才有的东西来说明基因组学的影响。HapMap 计划是在人类基因组已排序之后进行的，动机是试图找出疾病与常见遗传变异的关系。顺带一提，这计划的结果是基因的作用通常不是很大，通常只是变异的 2-3%；但这是另一回事。有了人类基因组，很明显可以寻找在基因组中有单核苷酸的地方，这是因人而异的，被称为**单核苷酸**

多态性 single nucleotide polymorphism。要做到这一点，HapMap 计划检视 269 人，详情见图片资料。

在每区段中，或说是在 DNA 少见重组的部份，大约有 30 到 70 个单核苷酸多态性，这即是说可以设计一个基因蕊片刚好测试到有足够的单核苷酸多态性，用来标记某人是具有这特别的 DNA 区段。现在有了这些基因蕊片，我们已经发现有一些单核苷酸多态性与疾病相关联。可以看到有部分的基因组显示最近选择的标记。

人类基因组单倍型图谱

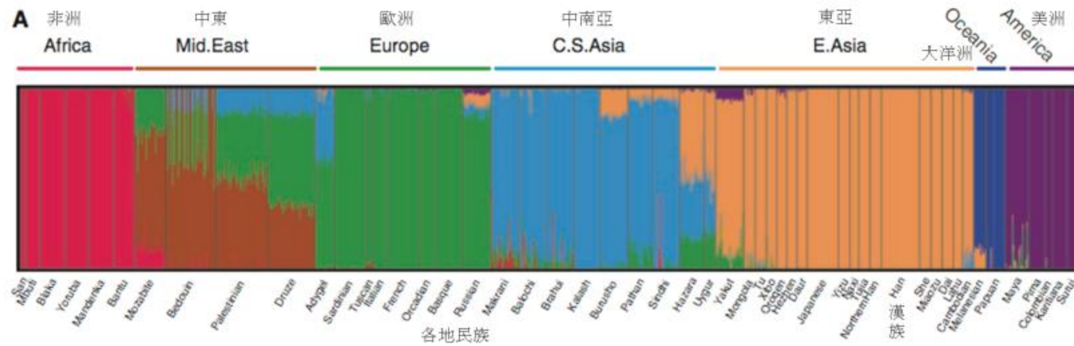


重组率，基因组单倍型长度和基因位置的关系。重组率（蓝色）单位是 cM Mb-1。在基因密集的 19 号染色体，在其重组样本（横条）和基因（黑条）中频率至少有 5%的非冗余单倍型；横条是单倍型，颜色代表可测的重组事件数目：红线是多事件，蓝线是少事件。Altshuler et al. 2005. A haplotype map of the human genome. Nature 437: 1200-1320

这是 19 号染色体一小段：从第 40,000,000 至 50,000,000 个碱基对。黑色小点是在这染色体部份的所有基因；利用单核苷酸多态性，可以识别某人有这并不频繁重组的 DNA 片段。会发现它们实际上是在重组率相当高地方之上排列。因此可以看到图表上面部份的分裂，显示重组率相当高的地方。

HapMap 涵盖整个基因组的所有 23 对染色体，图片只展示一个染色体很小的部分。已确定人类基因组有 65 万个这些区段。

泛基因组的变异模式引伸的全球人类关系



Jun et.al. 2008, Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. Science 319: 1100-1104

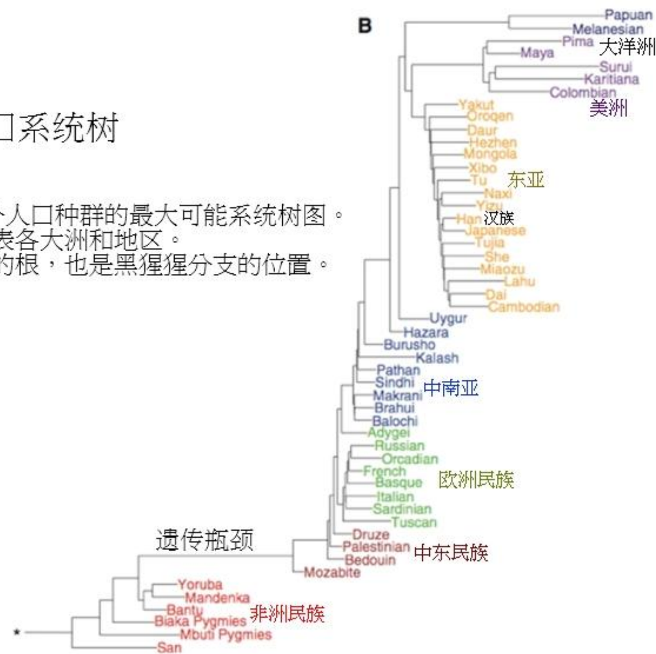
A 图的直线代表个别人士，其长度等同他（她）与不多于七个血统组群相关的血统系数。直线以颜色区分地理。研究「人类基因组多样性计画」中五十一个人口群体的 928 位互无关系个人的六十五万个常见单核苷酸多态性基因座。利用极高解像可以侦测个别人士的祖传和人口群体子结构。单倍型异合性和地理之间的关系，符合撒哈拉以南非洲单一源头的接连奠基效应的假说。这数据库是人类基因变异当今最完整的定性。

单倍型：一对双倍染色体的任一单倍体上的标记线性组合。

单核苷酸多态性(SNP) ：在单一位置的 DNA 其两股之间的差别。这差别要符合作为 SNP，惯例要求次等位基因频率(MAF)是 0.01 或更大。

三年后，研究小组采样五十一个人口群体的 928 人，看看有多少**单倍型** haplotype 多样性。单倍型是有一些具体核苷酸多态性的区段。这 Y 轴有 65 万项。当然，它们是融合在一起，很难看得到。X 轴有 928 人安排在这里。这是地球上人类遗传多样性的样本。可以看到有相当多不同的颜色。

利用这图表和使用系统发育分析的工具，找出这组数据的历史结构，答案就是这样：可以看到大约在十万年前人类在非洲出现，然后人类在全球范围扩大的非常漂亮遗传痕迹。



人类在中东暂停了一段时间，然后各散东西。直到大约五万年前，人类还在中东，然后有一批进入欧洲，其他人拆伙去了亚洲。大约四万年前，人类去到巴布亚新几内亚和澳大利亚；大概在一万五千至二万年前，一群人横过白令海峡来到北美，成为印第安人，然后另一批人去了东亚。遗传变异的历史有庞大的信息。

任何种群可以保存这么多的遗传变异，有四个一般的理由。教科书告诉大家，几乎任何物种的野生种群也有大量的遗传变异，就像人类。只是人类的遗传变异比几乎任何其他物种有更好的分析。现在对地球上的任何物种都可以做出同样的东西，因为这样做现在更便宜。

「选择」和「漂移」可以解释遗传变异的保存。有很长一段时间，演化遗传学有争论选择或漂移是否解释眼前所见。这似乎并非有价值的问题。在任何具体案例，很难回答眼前所见的模式是由于天择的历史，或是由于漂移的历史。两者都能够产生相当多的模式，而这些模式重迭。

如果详细研究一个非常具体的案例，可以为选择或漂移定出领导的角色。例如，可以找到人类染色体一部分有选择的标记，表明有一个基因也许受到特定疾病的影响，这已经做到。就地球上所有物种，要找出究竟选择或漂移那一个是更重要的概括答案，也许是不现实，也不是绕有成果的研究工作应做的事情。

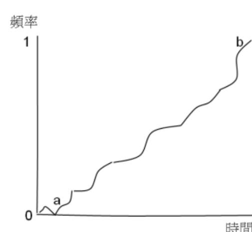
保持遗传变异的力量

有四种情况原则上可以保持遗传变异：突变与漂移之间可能有均衡，突变与选择之间可能有均衡，可能有杂种优势或过度显性（杂合子有优势），也可以是负频率依赖（罕见型有优势）。

事物保持均衡可能为时甚长，相对于它们有动态变化的时期；这似乎是演化的信息。但对于这保留基因变异的特别问题，我们对这些时期真的所知不多。选择可以来来回回；种群可以看来是停滞，但内里有事情发生。这问题实在是没有答案。

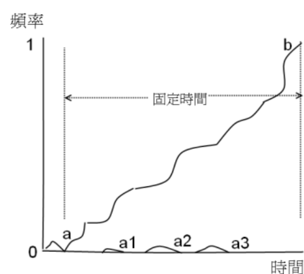
就免疫基因而言，我们知道人类与黑猩猩有共同的某些基因多态性。似乎在约五至六亿年前，人类和黑猩猩形成物种时，已经为了抵抗疾病而形成这些东西。因此，遗传变异有五至六亿年的历史。不是有太多的情况我们知道是这样的，但外间可能有更多，只是未被发现。

少许术语。突变的**固定** fixation 概率，是变异在种群中传播和固定的概率。这等于它在任何时间点的频率。固定时间就是需要多久才能在后代中固定。早前我在黑板写下这些意念，我想再探讨，因为稍后会再提到。



直轴的频率可以从 0 到 1，横轴是时间，可能有几千代。进入种群时，大多数中性等位基因的命运是短暂提高频率（a 点），然后漂移走了。它们的固定可能性很低，因为它们首先出现时是很罕见，最终固定的概率是直接等于其频率。因此，在大种群中，大多数突变消失。但偶尔有突变在漂移时，频率达到 1（b 点），就会固定下来。

因此，固定概率是所有可能发生的突变，其中大部分漂移走了(a1, a2, a3 等），b 路径的一个固定下来，概率很少小。



固定时间是这过程发生需要的平均时间，是许多这样事件的平均值。这图片只是刺激思维的图片，不准确不具体，因为这表达许多不同的基因，在基因组所有不同的可能地方发生。

中性等位基因的固定率只是等于突变率，不取决于种群规模。固定概率等于目前的频率。新突变的固定概率有 1/2N，有 1-1/2N 概率会丢失，即是大多数丢失。N 是种群规模，是大数目。

因为种群的基因有 2N 个，如变异率是 mu，这即是说每一代有 2mu 个新突变，每一个突变的固定概率是 1/2N。因此，新突变的固定率约为 2mu x 1/2N，这等于突变率，即每基因是 10^{-5} 至 10^{-6}，也就是说每一中性基因的分子时钟滴答作响，每十万代有一次至每一百万代有一次。

固定率不取决于种群规模，这是因为突变在种群中发生的概率取决于有多少生物。你可以想象所有基因组是捕捉突变的大网：网越大，一代之中有更多突变；这只是正好弥补固定需时较久的事实。种群越大，过程需时越久。但种群越大，更多这些东西实际上是通过而固定。这两件事完全互补。

在小种群，大部分突变都丢失。那些达到固定的少数，很多就固定下来；在大种群，有更多新突变固定下来，但每一个需时较长。以整个基因组而言，这些事物互补，而固定率不取决于种群规模。在整个基因组中固定的分歧数目不取决于种群的规模。

演化遗传学有一个技术性的概念，称为**有效种群规模** effective population size，这是随机交配种群的规模(Ne)，不会随时间改变，其基因动态会匹配考虑中的真实种群。我们知道这些假设有很多例外。没有随机交配的种群，会随着时间而改变等等。如何采取真实种群，然后转换成实在是很容易计算的东西？

有办法这样做。要考虑的因素：家族规模，近亲繁殖，种群规模的差异，以及在孕育中两性数目的变异。为了说明，也让大家理解有什么影响，看看北美洲的牛。

北美洲约有一亿母牛，平均由四头公牛利用人工授精。四个头公牛人工授精一亿母牛。从遗传学上讲，这种群有多大？只是 16。通过限制某一性别在非常小的数目，我们限制了基因可以传给下一代的途径。通过限制雄性在小数目，我们偏袒基因根据这样一些过程会固定的概率。

雄性(Nm)一方确实是小种群，完全超出了有一亿雌性(Nf)的事实。仔细想一想，其中一个基因每一次经过雌性传到幼儿，长大成为下一代；代代相传，这是回归种群的雄性一方。这些已开发的公式方便我们在信封背面快速，有效计算这复杂局势：

$1/Ne = 1/4Nm + 1/4Nf$ 或 $Ne = 4NmNf/(Nm+Nf)$.

如有四名雄性和一亿雌性，有效种群规模是 15.99999936，极为接近 16。

计算北美的牛的遗传漂移是如何持续。它们是小种群。

这是突变–漂移均衡的基础。在种群中，在突变–漂移均衡中，遗传变异的数量只是基因正在通过它的快照。要是回到这图片，要是在此过程中投入更多基因，要是我请大家在任何时候为种群取样，你会采取在某时某刻的样本，看看有多少基因，有多少是在通过。

保留遗传变异机制的第二可能性，是变异和选择之间的均衡。突变把事物带进种群。选择从中拿走。如果单倍体种群有 N 个「个体」，变异率是 mu，每一代就有 Nmu 个新突变。主要概念是如有突变选择均衡，放进去的数目等于拿走的数目；就是这样维持在种群中均衡遗传变异数量的机制。

如果突变个体比非突变个体有较低的适应，如 q 是突变体的频率，那么天择会在每一代拿走 NSq 个突变体。在均衡状态，走进来的数目相等走出去的数目，这就是突变率的均衡频率除以天择的系数。非常简单的结果。

同一思维应用于双倍体种群，得出的均衡频率会是突变率的平方根，除以隐性子的天择；单倍体的显性子是同样的情况。有一些这方面的例子。

有一些罕见的人类遗传疾病，如苯丙酮尿症 phenylketonuria，即是无法代谢苯丙氨酸 phenylalanine。在白种人和华人，频率约为二十万分之一，可能是在天择变异的均衡。它是低频率，但是在种群中存在。患者有天择性劣势。它不断突变又回来，而且不断被选取。结果是均衡的，这是相当罕见。

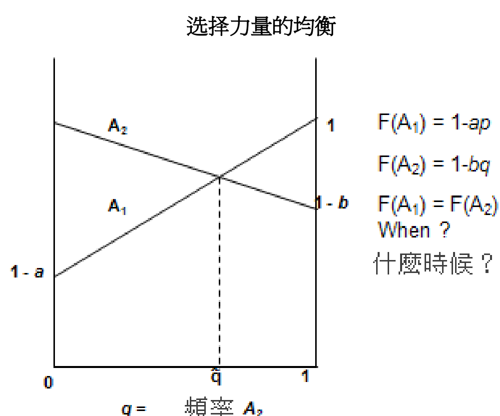
在大自然种群保留天择的第三个机制，是选择性势力的均衡，也就是说，杂合子是优于两个纯合子。这是一个著名的典型案例，有趣的总是在这背景中讨论，因为很难找到更多案例。镰状细胞性贫血 sickle cell anemia。

基因型	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
相对适合度	1	1-h	1-hs
均衡时	p = (1-h)/(1-2h) q = 1- p = h / (2h-1).		

正常的合子可以抵抗疟疾，而镰状细胞贫血纯合子是没有活力和生病的，建立了这样的相对适合度。这个 h 实际上是负数。杂合子的适应度会高于每一纯合子的适应度。均衡频率会是 P 质数等于 p；换句话说，下一代的频率是一如这一代的频率。

在什么频率会出现这种情况？能够满足这些小方程式时就会发生。有趣的是已经没有选择系数。均衡频率不取决于选择压力，它是取决于杂合子表达基因的频率，因此是依赖杂合子优势。

实际情况比这更复杂。有几个这样的镰刀等位基因正在改变频率。均衡假设并不真正适用于大自然，但确实粗略说出预期会有多少，只要镰状细胞性贫血患者迁出有疟疾的地区，过一段时间等位基因会在种群中消失。

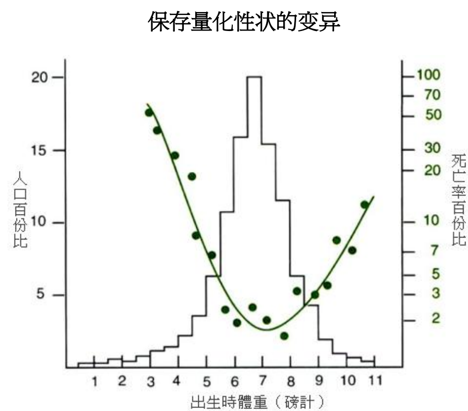


第四个机制是选择力量的均衡；例如，当 A_2 是 0，A_2 有很高的适应度；因为根据这一公式，频率增加，适应度降低。A_1 的频率只是沿着这轴线反转。A_1 有高频率时，适应度低，低频率时有高适应度。A_2 在低频率时有高适应度，高频率时有低适应度。因此，两者都是罕见时会做得更好。从这图表可以直觉得出：在均衡时，它们的适应度完全一样，停止改变。

类似事情有一些有趣例子。一个是 Ronald Fisher 的经典论据：为何 50:50 的性别比例是如此普遍，为何许多种群是雌雄各半。偏离以上的是颇为有趣。在演化稳定策略中有这种事情发生，这是演化博弈理论解决许多问题的方法，在某些情况下，也被称为纳什均衡，在经济学和政治科学中也是很重要。

免疫系统有大量遗传变异，原因可能是依赖频率的选择；病原体抗性基因是罕见的话，就取得优势，因为当它们是普遍的话，病原体会演化进入它们。它们或多或少是易受攻击的目标，是一个稳定的演化目标。

不过，由于它们变得越来越普遍，越来越多病原体演化进入它们，生物的病情加重，罕见的有优势。然后，随着它们的频率开始增加，同样的过程发生；同样的过程再次继续，在一段时间后就有数以百计的基因，每个基因在低频率都有优势，没有一个是在高频率有优势。



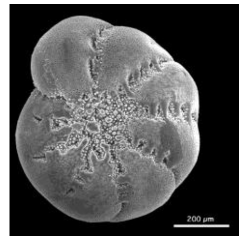
因此这是非常重要的机制，在自然种群中保存遗传变异，包括人类。看看数量性状，如出生体重：这有一个典型例子。这是 1950 和 1960 年代在美国出生的婴儿，这是不同体重的婴儿的死亡百分率。可以看到有稳定的选择发挥作用，把出生体重稳定在 7 磅左右，这数字的周边有变异。为何周边有变异？为何不是所有婴儿出生都有最佳的体重？这是重要问题。实在有两个答案。

一个是母亲与婴儿，以及父亲与母亲为了应投资多少在婴儿而彼此有演化的利益冲突，而这导致一些变异。还有突变–选择均衡。因此，这性状可能是由数百个基因决定；每基因突变进入种群，每个基因有突变–选择均衡；数百个基因相加起来，就得到相当广泛的变异。当然，其中一些变异也是由于环境的发育效应；在怀孕期间，母亲改变饮食和她的其他生理状况。

总结一下。遗传变异的起源和保存是关键问题；突变是源头。重组有巨大的影响。自然种群有大量的遗传变异。记住 HapMap 计划的数据是关于人类，是关于你的单核苷酸多态性与他人的差异，以及自从我们离开了非洲，你是如何与有类似历史的他人共有这一切。

有各种机制可以解释这变异的保存，主要是突变和漂移之间的均衡，突变和选择之间的均衡，以及某种均衡选择，或是杂交或依赖频率的选择。许多数量物质的变异：人类出生体重，人体尺寸，运动成绩，许多其他事情，可能是由突变–选择均衡以及其他因素所保存。下一次谈发育和演化的作用。

第七讲：发育对演化的重要



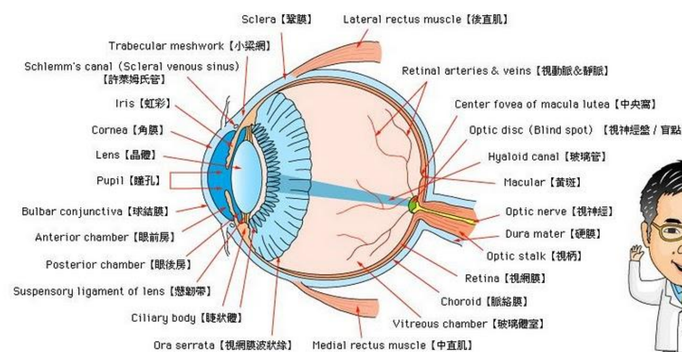
51 
52

今天介绍发育在演化的作用，想象身处单细胞细菌之内，会惊叹它是这么复杂，内里有太多东西。例如，右图是在 2010 年发现，生活在地中海海底的无氧呼吸铠甲动物门(Loricifera) 单细胞生物。

除非是多细胞生物，否则不会有发育。多细胞生物体内有许多信号通路，这是多细胞生物传递和综合信息的方法，与单细胞细菌内的整个画面同样复杂。

基因型–表现型关系

多细胞生物体内的复杂阶层层次和信息综合，有两种规模。基因信息配上基因型 genotype 的结构，称为**基因型–表现型关系图谱** genotype-phenotype map，逐一剖析各种复杂性，产生我们可以理解的东西，那就是整个生物。基因型–表现型系图谱的另一名称是**发育** development。今天向大家展示从这几乎无法想象的复杂性，信息的二阶层规模，生物学家已经能够提取有趣的简单规则，表明演化有一些大规模的模式。



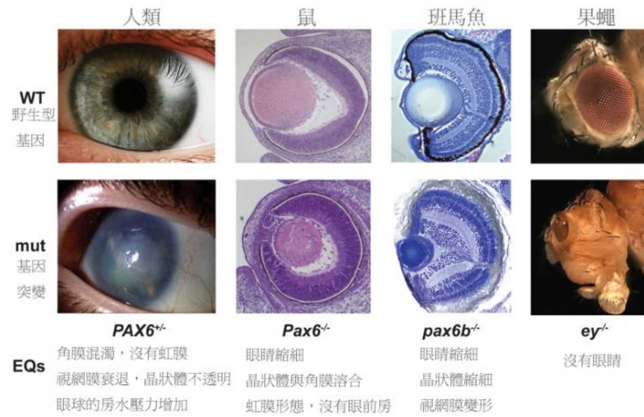

53

---

[51] Elphidium excavatum clavatum. 图片：http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Elphidium_excavatum_clavatum.jpg

[52] http://www.clusterflock.org/wp-content/uploads/2010/04/loricifera.jpg

[53] http://harvardvision.pixnet.net/blog/post/4549396

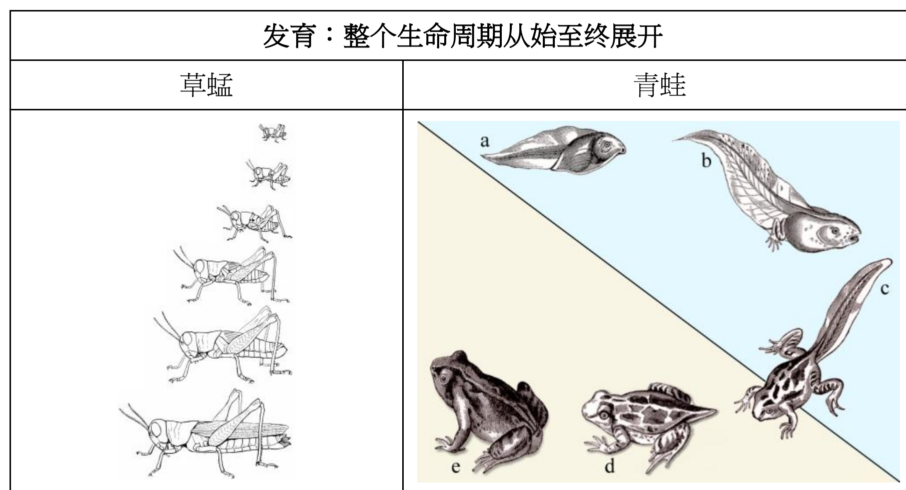


[54]

（译注：补充两张插图，说明眼睛的基因型–表现型关系。）

然而，任务还未完成；二十一世纪生物学基础研究最紧迫的问题，可能是了解基因型–表现型关系图谱，或是概括了解发育生物学。本学系的一些最好教师和全球各地一些最优秀的科学家都投身其中。这是一个基本问题。今天的讲座希望你记住，在微演化和宏演化两方面，这都是重要的。

今天谈论的模式是相当大规模，更为宏演化，下一次谈论反映宏演化历史，但对微演化有直接后果的种群模式。因此，发育并不简单。发育规模大，时间长，产生了模式；随着每一个体长大成为成体，发育在一代中以非常，非常短的规模进行。

发育：整个生命周期从始至终展开	
草蜢	青蛙
	

发育涉及什么？这不是只关乎从卵子产生成体形式。这是整个生命周期的生命，从配子的形成到成体，成体经历所有的变化，直至死亡和产生下一代。发育是指整个生命周期，而演化塑造整个生命周期。

[54]译自 http://en.wikipedia.org/wiki/Genotype-phenotype_distinction

十九世纪生物学的一项非常重要发现，是所有生命是由细胞组成，可以有不同的安排。伟大的波兰科幻小说家 Stanislaw Lem 的有趣科幻小说 Solaris，提出生命不是由细胞组成的概念。例如，假如整个海洋是一个生物又如何？但我们知道地球上的生命不是这样。

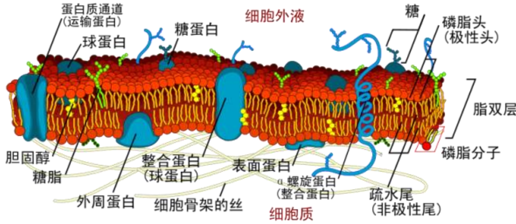
在我们的星球，生命全是由细胞建立，这即是说发育的问题是细胞之间沟通的问题。细胞的设置都是为了发出和接收信息。细胞表层有细胞粘附分子，产生信息分子、荷尔蒙以及其他外销的信号分子。信息是用来改变细胞的命运。

人体内的每个细胞都有用以建造个体的所有信息，几乎每一生物都是如此。人体内的唯一例外是红血球细胞（左图），没有任何细胞核，所以也没有任何 DNA。但在所有我们知道的其他生物，除了人类红血球的少数例外，所有信息都包含在所有细胞，这即是说发育只是编辑的问题，只是确定在正确地点正确时间开启信息。因此，发育的演化是在生物的框架内，在时空中塑造这些模式，以产生一些有作为的东西。

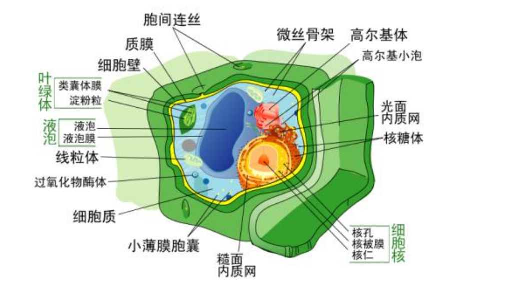
在演化中，发育做了一大堆东西。其中重要的一个是在生物生产个体的过程中，对塑造天择可以选用的变异有强大的作用。因此，某一生物分享的发育机制确定只会产生某些种类的表现型；在这些表现型中有许多变异，但这只是表现型空间的小部分。

这是形态上看到生命树的原因。这是狗看起来像狼的原因。这是人类看起来像黑猩猩的原因。这是鸟看起来像鸟，我们称之为鸟的原因。这是因为它们共享的发育途径是从祖先继承而来，已经制约了一系列天择可以选用的表现型。

发育有另一重要事情。可以设想躯体是由工程师生产的，但在演化中不是这样架构的。真正的一回事是基因利用当时可用的材料来建造生物，然后有演化记忆和控制系统：演化记忆记录所选用的材料，控制系统利用这些材料用来塑造表现型。以下是一些例子。



细胞膜又称质膜，是细胞表面的被膜，其厚度通常为 7～8nm。半透性或选择透过性，是细胞膜最重要的特性之一，即有选择地允许不同大小的物质通过扩散、渗透和主动运输等方式出入细胞。细胞膜上还存在激素的受体、抗原结合位点和其他细胞识别的位点。[55]



植物细胞的细胞膜之外，还有细胞壁。其细胞壁主要成分有纤维素和果胶，它的功能是支持和保护、防止吸水而破裂和维持细胞正常形态。植物细胞最初的细胞壁是很薄的，称为初生细胞壁。[56]

---

[55] http://baike.sinology.cn/xgx/index.php?doc-view-379

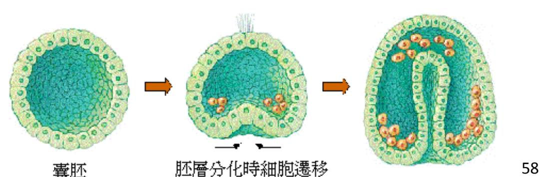
[56] http://baike.sinology.cn/xgx/index.php?doc-view-379

第一例。**细胞膜** cell membrane 是脂质双层膜，实际上是了不起的器官，内有各种特殊管道，有滤器让特定的东西进出。这已被演化重大修改。只是利用基因组的 DNA 序列，得出可以建设细胞膜的反应体系，这是不可能的。所有已知的细胞膜实际上是利用已有的细胞膜为模板，以生物方法构造。换句话说，细胞膜本身是信息传递分子。



第二例是骨骼。制成骨胳制的材料称为羟基磷灰石 Calcium Hydroxyapatite (HA)，是磷酸钙材料。羟基磷灰石有以下方便的特点。把羟基磷灰石置于压力之下，它会顺着压力的方向加强自身。这即是说，基因没有侦测压力的传感器系统，不用担心顺着压力的方向如何加强骨胳。只是说：「我用羟基磷灰石做成骨胳，然后婴儿第一次开始遛走，用腿走路时，臀骨顺着压力的方向会加强。」[57]

修饰基因 modifier gene 会利用这些来建立蛋白质分子，顺着压力的方向加强骨胳。但有关压力来自那一个方向的最初信号是茫无头绪。这是来自羟基磷灰石的生化特性。



[58]

第三例是三层胚层分化 gastrulation [59]。脊椎动物胚胎以及许多其他胚胎成长时，会成长为一个囊胚 blastula，后来变成细胞的中空球，当这个中空的细胞球形成胚层时，已有数以千计的细胞。可以想象是小小的脉冲篮球，一个小小的脉冲球体。让这东西发育到一定规模，细胞内肌动蛋白的压力会导致它自发内缩[60]，会形成一个酒窝，就像用拇指按它。

这种情况是自发的。不是基因要说：「我要建立机制形成原肠。当囊胚变成了原肠，当中空细胞球变成有酒窝的东西，然后形成三个细胞层，可以用来制造肌肉，骨胳，皮肤，肠道和所有这类东西；出现这种情况时，这是免费的。」这只是不断扩大细胞球的肌动蛋白丝的张力。

因此，构成生物的生物材料的一些性能意味着基因一方面没有完全控制表现型，另一方面却从材料中得到一些 DNA 序列没有指定的东西。

那么，发育是如何适应？以下是真的大比例消息。称之为生态和行为的生物学科，实际上是研究新生生物的世代减少，至存活下来生殖下一代的过程。生态和行为实际上是研究天选的力学，也研究很多其他的东西。但这就是研究的层次。

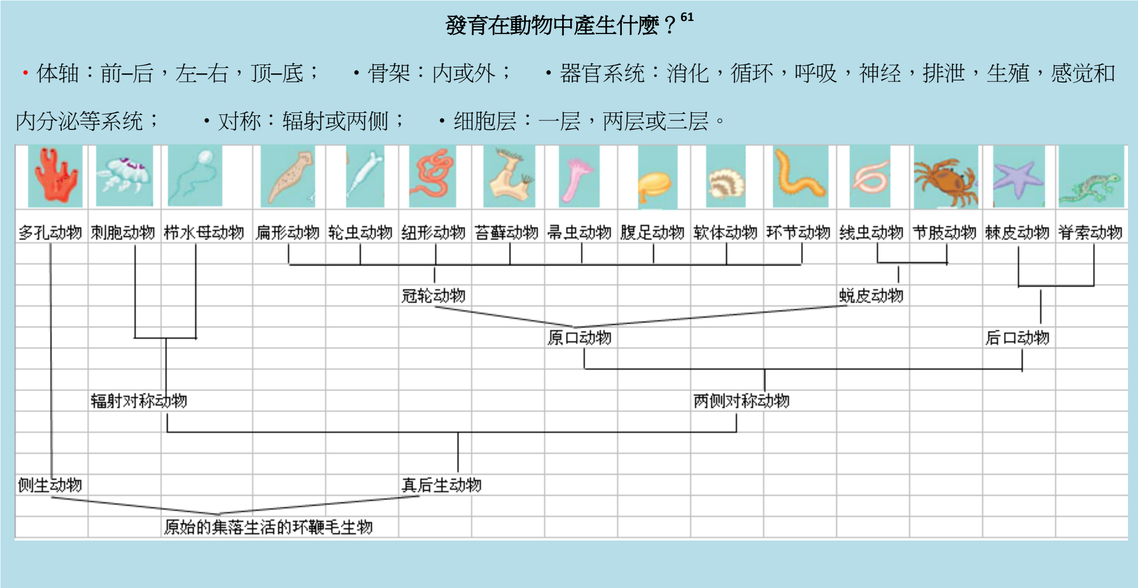
---

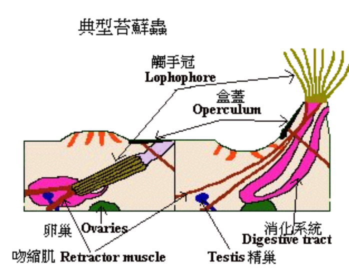
[57] http://www.wcaslab.com/gif/HA-bone.jpg
[58] 取译自：http://www.palaeos.com/Invertebrates/Lists/Images/Gastrula.gif
[59] 译注：gastrulation 较为惯常的译法是「原肠作用，原肠化，原肠胚形成」等等，不及「三个胚层分化」容易明白。
[60] 译注：由外层的细胞直接向内凹陷。

遗传学通过 Hardy-Weinberg 定律把父母一代的基因型改变，通过天择在基因型发挥作用，通过刚才快速讨论的所有这些东西。遗传学把父母一代的基因型改变成为后一代的基因型。因此，遗传学是关于信息传输。喜欢电脑的人，遗传学都念得相当不错。

要有什么的发育能够从基因型拿到信息，把它映射到表现型的材料。可以想象发育是很大的传导机制，利用信息并转化为材料。在这个过程中，发育限制了表现型的外貌，因此基因组的 DNA 序列不会产出每个可以想象的表现型，只有一定范围。苍蝇会看来是苍蝇，羊会看看来是羊，水仙花会看来是水仙花。

看看发育已经能够生产的东西，它大规模生产了一些非常基本的东西；比较一下生物主要群体的体躯决定，就可以看得到。





62


63

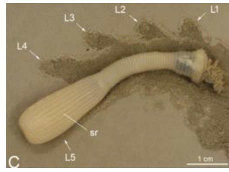
苔藓虫 bryozoan 是一种苔藓动物，创造了美好的外骨胳，可以在热带珊瑚礁找到它们。右图是苔藓虫的多个物种。

---

[61] 译注：这不是耶鲁大学原教材的投影片。类似示意图录自維基共享資源。

[62] http://www.earthlife.net/inverts/images/others/bryozoan.gif

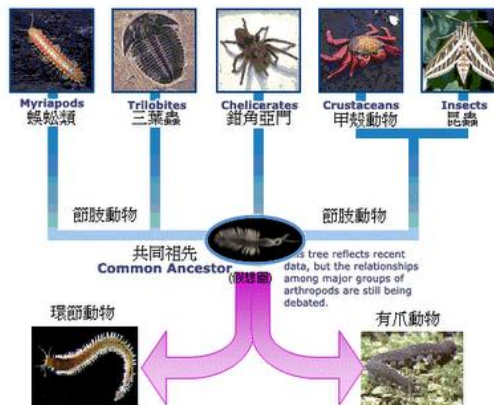
[63] http://files.myopera.com/nielsol/blog/variety-of-form-in-bryozoan.jpg



臾鳄虫（鳃曳虫）priapulate 是阿曳鳃动物；这深海蠕虫有触手，躲在洞穴，看起来像阴茎。[64]



缓步类动物 tardigrade 又是什么？缓步类动物是小小的水熊虫，们看起来有点像昆虫或甲壳类动物，非常细小，非常可爱。[65]

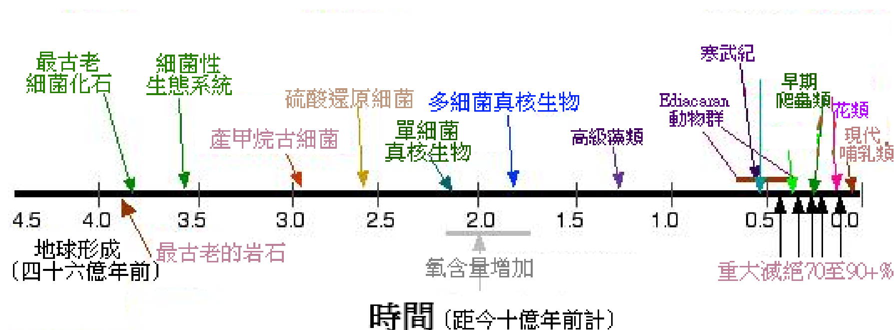


66

节肢动物 arthropod 有什么？有连接肢体的就是节肢动物。



须腕动物 pogonophoran 是蠕虫的一「门」，生活在沙子，是活化石，四亿年来没有真正改变形态。因此有很多大时间尺度的东西。[67]



68

---

64 http://geology.gsapubs.org/content/38/8/711/F1.large.jpg

65 http://www.astronoo.com/images/images_articles/tardigrade.jpg

66 http://3.bp.blogspot.com/__O29w0Ft1h0/TGRN2MzArSI/AAAAAAAAH3s/z_zK4BeVyXY/s400/arthropodphylogeny7.gif

67 http://www.gregboettcher.com/as/science/classification/images/pogonophorans.jpg

这是动物界，分成这些组别。给大家一点时间线，这是约六亿年，七亿年—两侧对称动物，六，七亿年前。很多事情发生真的很快，从这一点到那一点只有约一亿年。这一点还是五亿年前。这是大时间尺度的东西。刺胞动物门和栉水母在前寒武纪的软泥形成遗迹化石。它们在一亿年前已存在，但不确定有多早。

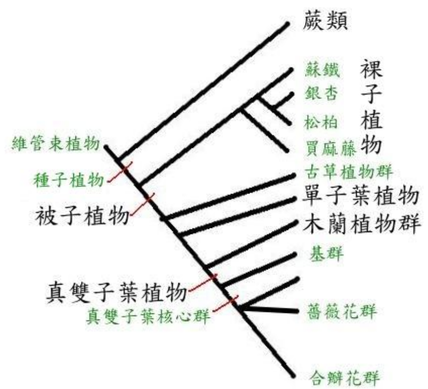
看看多细胞生物形成时发生什么事，一个分支成为动物，这就是发育能够产生的东西，可以产生躯体轴 body axes—正面和背面，左／右，产生骨胳，器官系统，对称性和细胞层；计算出共同的一般机制使发育能够生产这些东西，然后演化是如何调整它们，使它们在这些不同群体中有所不同；这就是演化发育生物学。

这些群体有一些大型和显著的差异。例如，这群体有外骨胳，这群体有内骨胳；这根本上制约了增长，大小和各种事物。

发育在植物中产生什么？[69]

分生组织根轴，木质部和韧皮部，木材，分枝

模式，种子（赤裸或覆盖），叶和花



对植物有什么作用？这是植物世界非常粗略的图示。顺带一提，我本想使用比这一个更为复杂的植物世界图示，但这个是公开的，没有版权。所以，你们植物生物学家担心植物世界的图示，这是非常简单。


[70] [71] [72] [73]

---

[68] http://www.cbs.dtu.dk/staff/dave/timeline.jpg

[69] 这不是耶鲁大学原教材的投影片。类似示意图录自 http://163.20.88.129/plant/plantB.html。

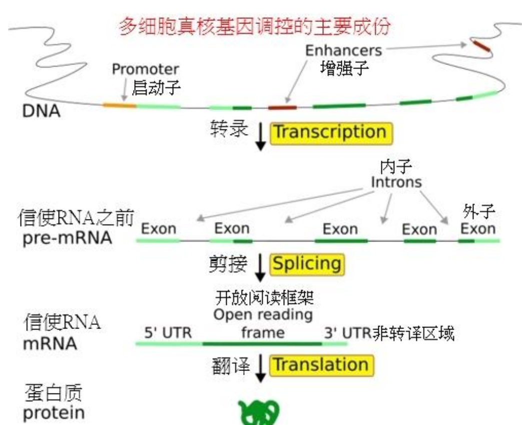
[70] 苏铁 http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/1f/Encephalartos_lebomboensis_-_Lebombo_cycad_-_desc-fruiting_stalk.jpg

[71] 银杏 http://www.plantsystematics.org/users/temp/toupload6/Ginkgo_seeds10.jpg

基本上是这样的。从蕨类及其亲属通过苏铁，银杏，松树和冷杉林；买麻藤纲 gnetophyta 有一些非常酷的植物，生活在纳米比亚；百岁兰属和其他类似的东西是买麻藤网。

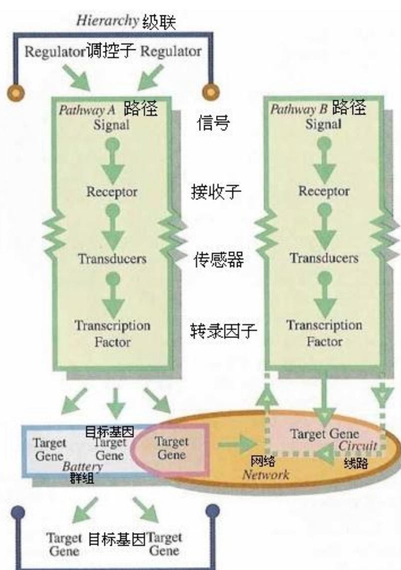
种子被蒴果包覆的开花植物分类为被子植物 magnoliophyta 是一个庞大的群体。发育和发育的演化已经让植物生产了不同的主题变奏：分生根轴、木质部和韧皮部、木材、分枝模式、种子是赤裸或覆盖、是否有树叶以及是否有花朵。

从植物与动物的形象可见两者有某种共同的一般特质，而演化做到的是做出这些特质的许多不同组合，以创造我们看到的多样性，这是通过发育的演化。



机械性方面，在基因调控水平有很多这样的事情在进行；这是重温真核基因的结构，要注意启动子 promoter 和增强子 enhancer（促进子）。这是 DNA 分子接收信号的部份，指示基因开启或关闭。我想告知大家结果是有什么样的网络信息。

基因调控的逻辑



可以想象有调控子—稍后讨论早期发育使用什么样的调控子—然后这些馈入信号往外走的信号级联，这是接收子，这是把信号转变成转录因子的传感器。然后转录因子会走出去，与基因的增强子区域或启动子区域结合。

这带来信号。信号可以是开启或关闭，但这也带来信号，那是转录因子的工作。可以想象有信号通过的其他途径，可以开启转录因子，以及一些降下来，坐在同一基因之上。不是只有一个转录因子可以在一个基因坐下。

果蝇的平均基因的控制区约有十至二十结合点。这即是说十至二十个不同的转录因子可以在一个基因坐下来，而一个转录因子可以和一个到几百个基因的控制区结合。果蝇基因组约有 13,000 个基因。

---

[72] 杉 http://www.trees1.com/images/cork_bark_fir_branch.jpg
[73] 百岁兰 http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/0c/Welwitschia_mirabilis(2).jpg

可以想象随着事情发展，这些事情开开关关，有极大可能性的组合。

又想象基因的控制区是钢琴键，想象转录因子是专业钢琴家的手指，和想象演化是乐章的作曲家。钢琴键可以弹奏所有歌曲，不同类型的音乐有不同音乐传统。听过巴赫可能会认得出 Telemann，听过 Schoenberg 会认得出更多现代作曲家。

想象这些是演化分支，想象文化传统是继承而来，而钢琴演奏的乐章范围是有制约性的变异。当然，基因组是所未见过的最庞大交响乐团。

控制发育

有几点是关于控制发育。开始发育时，第一个细胞准备要分裂，在最早期多细胞阶段形成时，产生多个浓度梯度。在第一个细胞分裂之前，有像细胞的前端和后端，而化学会产生分子，然后分子在整个细胞形成浓度梯度，这些分子的浓度是关于前端和后端的位置信息。随着细胞分裂，分子保留身处前端或后端位置的信息。

果蝇胚胎就是这样建立。建立脊椎动物肢体也是用到这类的浓度梯度。顺带一提，当脊椎动物还只是一小盘细胞时，肢体的信号中心是在腋下。如果你想到正在生产带臭味的分子，要想到腋下。

之后的情况是利用转录因子来定义特定区域，这区域只表达一个精准的基因子集。请记住每一个细胞都有整个基因组的所有信息。要制造生物，只需要这部份的特定子集。梯度是建立基因表达的化学梯度，开启适合这位置的转录因子。

基因是受活化子和抑制子组合的管制，这组合控制给出细胞具体基因表达的庞大多样性。组合控制，可以想象是作曲家写乐谱和钢琴家弹钢琴；这也是组合控制。钢琴演奏的乐谱都只是这些琴键在时空中组合的变奏。

控制可以变得复杂，可以是级联的信息，而产生转录因子的基因可以被产生转录因子的基因调节。在这样成立的情况，基因可以转换本身的作用。如认为有一些基因是早期发育的基因，还有其他的基因是成体的基因，这想法是不正确。

在许多不同的情况下，基因是灵活使用，取决于管制它们的信息。当然胚胎有一些基因是非常重要，其后在成体也也发挥作用。稍后会看这样的例子。

首先开启的是决定一般模式的基因，然后是控制细节的基因，这是理所当然。我谈到「一般模式」的意思：例如脊椎动物胚胎首先规定前与后，顶与底，左与右。

然后，胚胎被切成一段段：一些变成头，一些变成腿，一些有肢体，一些没有，如此这般。建立早期一般模式的程序，细节如何发育，这一切都是发育遗传学，是演化产生的一大堆东西。

一些词汇：同源异型盒 homeobox， MADS 盒等等。盒（框）是非常高度保守的序列样式区，见诸编码特定转录因子家族的 DNA。

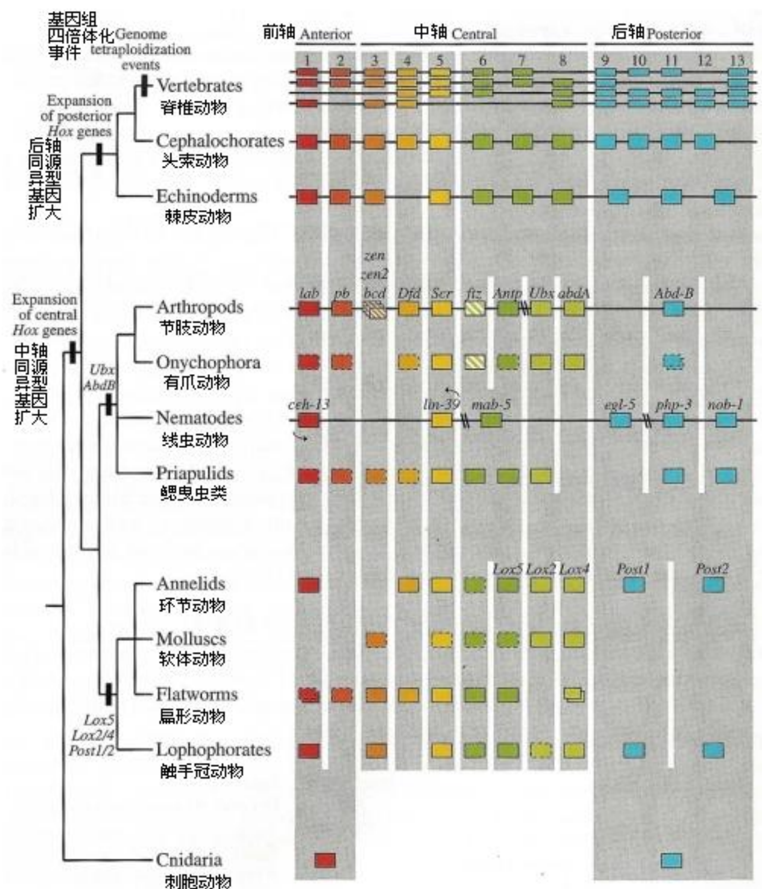
顺带一提，我不肯定序列的长度究竟是七十至八十个核苷酸，但这些盒子不是很长；它们有很重要的功能，就是结合 DNA。它们有螺旋扭曲的螺旋结构，这即是说，如果 DNA 分子在这里，这是蛋白质的一部分，这转录因子的一部份，都会纳入其中。

这是因为它们是转录因子—转录因子中发现有盒子—这是非常保守的互动。因为 DNA 在三十亿年没有改变结构。因此，如果它们要连结，就必须有这结构，因此天择要确保保留该序列。

它们被称为「盒」，只是因为排列这些 DNA 序列，会发现凡有一个转录因子，就有一个刻板序列。以前分析员要利用电脑打印本划盒子来定位，现在利用电脑屏幕成像。这就是「盒」这字眼的来源。在 DNA 序列看到其中一个，很可能是一个基因有一个转录因子。

以下是同源异形家族。数年前已确认十三个同源基因，现在可能已经塡满了。它们有多项引人注目的事情。第一项引人注目的是它们是极为保守。这即是说它们保留了这么多序列一致性，可以在人类中识别同源盒基因 1，也可以在扁虫，蚯蚓，曳鳃动物等等发现同样的基因。这基因在整个动物界保存下来，在刺细胞动物也可以找到。

同源异型基因有极保守序列和功能，也是具共线性。



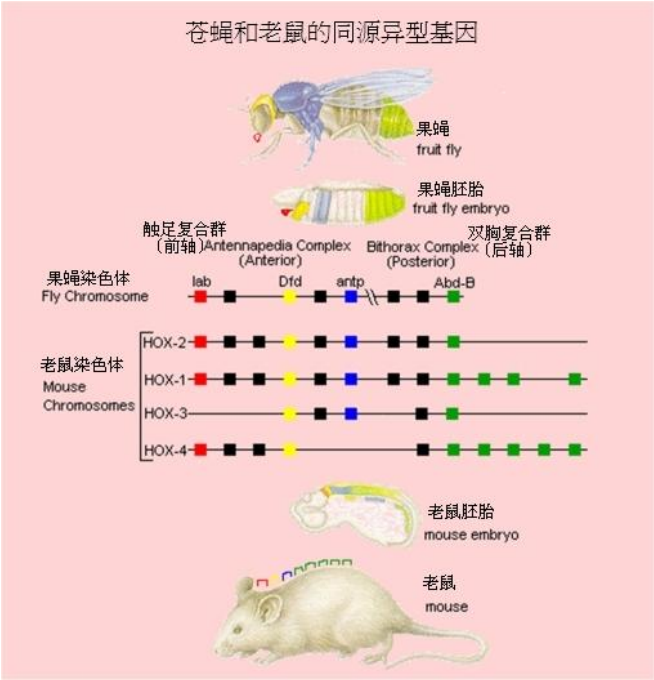
大家会奇怪这家族怎么会有十三个成员？这里可以看到基因复制事件。这是中央 HOX 基因的放大图：水母和珊瑚的同源盒基因 1 在这里复制，这里也有发生，现有两个副本。这即是说这发育控制开关是极为聪明的机器，现在存在于两个副本。第一个可以用于以往的惯常用途，第二个可以演化形成新功能。

这情况持续，直至脊椎动物开始演化。我们的近亲有 HOX 基因的一个副本，复制两次。这是在无颌总纲层次复制，是鲨鱼的祖先。这即是高等脊椎动物有四套发育控制基因。有趣的是第一套仍然用来设置主要的躯体轴，第四套用来制造肢体，这是新功能。

它们有极保守的序列，但也是共线性。共线的意思是这样；看看基因组的序列，看看躯体那部分被控制。这一端的部件控制头部区域，另一端的强部件控制尾部区域，中间的部件控制躯体中间的的东西。

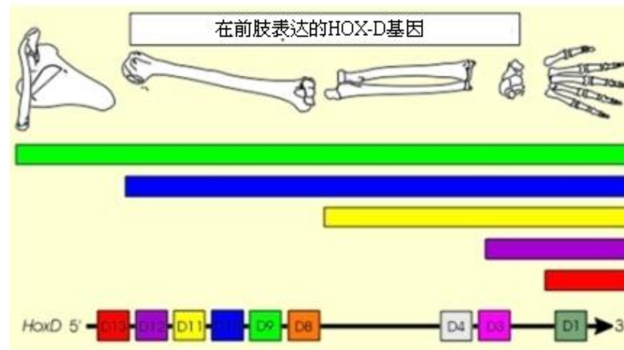
没有任何逻辑理由这必然是这样。可能很简单的是脊椎动物刚开始时，先以多细胞东西形成，这恰好是控制发育的方便方式。但从逻辑上说，既然基因有可用的信号设置，基因必然是共线性是没有逻辑的理由，但事实它们就是如此，而这是了不起的事实。

观察同源基因，了解它们的 DNA 序列：它们有类似的 DNA 序列。然后看看它们控制躯体那些部件，留意到苍蝇的同源盒基因，是与老鼠的同源异型基因同源，同样是控制躯体的类似部分。



绿色基因控制尾部，各自在苍蝇不同部位表达；控制头部的红色基因，也是在苍蝇不同部位表达。这很有趣，因为这指出老鼠的后脑前面增加了一些东西。

复制同源异型基因以保存其控制功能和容许新的应用

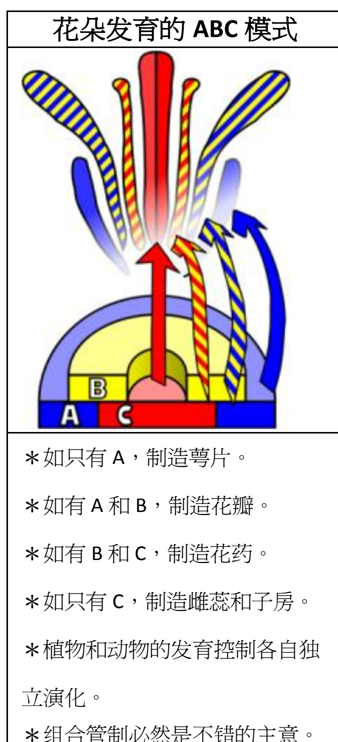


这是脊椎动物的肢体。这是受 HOX 基因第四副本控制，D 副本(HOX-d)。意思是这样的。如只有 D9，制造肩膀；D9，D10 制造肱骨；D9 至 11 制造尺桡骨和干双骨；D9 至 D12 制造使手腕，全部五个，制造手指。何等简单，何等合乎逻辑。记得当我开始时说过：复杂性这些数量级是在细胞之内，是在细胞之间。从所有这些复杂性，出现了简单的模式。

留意在肢体这些基因是共线性。在一端的基因控制着肩膀，另一端的那些基因控制着手指。它仍然是共线性，与身体轴一样，只是被翻译成肢体。

花朵又是什么一回事？植物的同源异型基因(MADS genes)之内也有序列，表明它们是转录因子。M-A-D-S 是这些基因原来名称的缩写，各自的名称以 m，a，d，s 开始。然后在所事情发生后，发觉它们是有联系。因此，人们开始命名为植物 MADS 基因。（译注：即 **M**CM1, **A**gamous, **D**eficiens 和 **S**RF。）

花朵发育的 ABC 模式



＊如只有 A，制造萼片。

＊如有 A 和 B，制造花瓣。

＊如有 B 和 C，制造花药。

＊如只有 C，制造雌蕊和子房。

＊植物和动物的发育控制各自独立演化。

＊组合管制必然是不错的主意。

它们分散在整个基因组。它们不是共线性。在阿拉伯芥，它们分布在所有五个染色体。它们的基因组织方法，与 HOX 基因不相似。它们分为三组：A 组，B 组和 C 组。A 不是单一基因，是一组相关的植物 MADS 基因。 B 是另一组相关植物 MADS 基因。

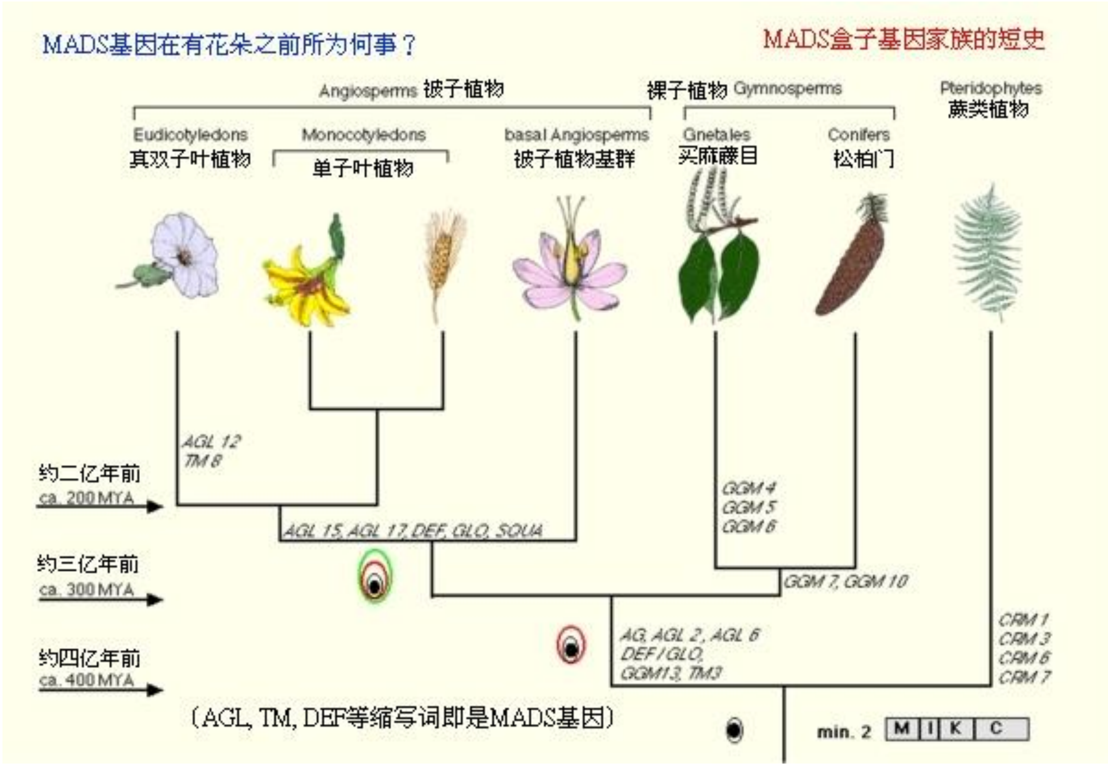
在每个组的基因有共同的亲缘关系。这即是说，A 组成员可能全是祖先基因的复制本；B 组成员可能是 B 组祖先基因的复制本等等。

植物 MADS 基因最整洁的东西是它们控制花朵的方法。我们会看到演化发育生物学与美的产生有很大关连。演化发育生物学最好理解的两个例子是花朵和蝴蝶翅膀。研究人员为这领域举行很多讲座，使用很多漂亮的投影片。

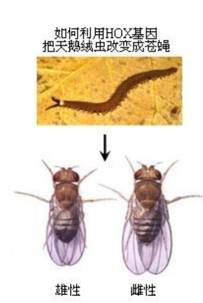
然而，植物是利用一套完全不同的基因，演化为独立于动物之外

的多细胞结构，这即是说植物是在动物之外发明了演化过程。两者都想到了组合控制是简单，合理的方式来控制发育。这可能是说这是很好的主意。这是非常简单和经济的方式来表达信息。

当然，每个基因都有自己的历史，这些植物 MADS 基因在制造花朵前做了一些其他事情。事实上，如果回头看看无花植物的同源基因，会发现在蕨类控制叶发育的基因，在针叶树是控制锥的发育，诸如此类。发明这些基因不是为了制造花朵。它们是已经存在，是在花朵开始演化时被演化增选，而基因复制可能有助这过程。



回到 Burgess 页岩，回到寒武纪，会发现很多有爪动物门跑来跑去。去到今天的澳大利亚热带雨林，会发现有爪动物门仍在跑来跑去，它们看上去都一样。五亿年的演化没有改变有爪动物门。有爪动物门是这些简单的天鹅绒虫。顺带一提它们是胎生的。用手拿起来，它们对你喷射胶水。它们有本身的整齐生物学。



它们是节肢动物的祖先。演化所做的就是把有爪动物门变成果蝇，蝴蝶，马蹄蟹和帝王蟹，龙虾和虾。

如何做得到？基本上是通过改变表达特别事物的肢节范围。回到这里可以看到有爪动物门有很多肢节，每节有一条腿。果蝇只有只有六条腿，少很多；有爪动物门有五十条腿左右。

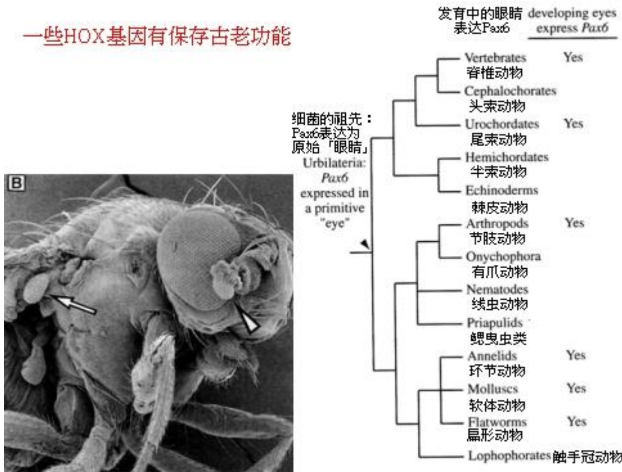
事情是这样的：HOX 基因惯常说：「我们会命令这些肢节变成头，这些肢节变成胸，这些肢节变成腹。我们在头上架触胡，胸部长翅膀和腿，腹部不会有任何翅膀或腿。」

化石复制其中一些阶段，可见在最初发生时，先制作概括性的肢体，有两条腿和翅膀。制作多几次，许多肢节有腿和翅膀。然后限制表达的范围，只有某些肢节有翅膀，只有某些肢节有腿。



要做到这样，是通过改变控制基因的表达域，使用组合特性：「这是触胡，不是腿。这是从体壁长出来的附属肢体，但在这肢节使它成为触胡，在这肢节要成为腿。」

几秒钟就说完，演化却用了亿万年。不是同样的过程，但我忍不住左图的比喻。



这些 HOX 基因有一些保留了令人难以置信，保存下来的功能。在 1990 年代名一项著名的实验，Walter Gehring 在瑞士的研究小组，利用基因工程为果蝇配上多一个所有两侧对称生物都有的 Pax6—这基因启导眼睛的发育—他们开启这基因，能够让果蝇有意想不到的部位长出眼睛。额外眼睛长在触须上。

有趣的是他们可以用人或鼠的 Pax6 做到这样；换句话说，基因的 DNA 序列是如此非常相似，可以用来控制六亿年没有这基因的生物的发育途径。这是相当不俗。



果蝇的触角足突变：触须被一对腿取代。[74]

发育是不容易演化，我认为这给出不容易演化发育变化的一个原因。每一生物都要发挥功能和复制，基因才可以传播，过度调整生物的发育只会使其崩溃。就像开车上路，想把你的大众汽车改变是奔驰：于是拿出工具，车速每小时六十英里，动手修改，又不会撞车。这限制了在路上开车时，只能做某些事情。

[74] http://www.biozentrum.unibas.ch/pictures/Gehring/Fly90.jpg

这些发育的制约不是永久。发育的基因控制确实比许多其他的事情改变得较慢，建议各位做实验：先复制地球成为千万个星球，然后消灭每个星球的一切，只留下一个物种，留下一些食物。每个星球只有一个物种。

这个星球只有果蝇，那个只有红杉树，或蝴蝶，或信天翁。各有粮食供应，可以存活。五十、一百亿年后回来，会看这些星球有多种多样的生命；现在地球上的许多东西，都可以在这些星球见得到。

在这些星球发生的大风波有一个标签，可能是非常有趣的标签。我认为红杉树可能演化成鱿鱼。我只是觉得它们需要很长时间。

缓慢改变的东西制约着迅速改变的东西，而基因本身不会导致发育。基因是指导与环境输入因素互动的基因产品。在生物化学和生理方面，基因与其控制的事情实际上是有相当的距离。基因是通过复杂的互动系统发挥作用。

要记住几点。发育把基因型的信息映射到表现型的材料。这过程就像建筑师制定的蓝图，变成建筑公司的建筑物。

发育控制基因是利用组合逻辑。除了组合逻辑，演化发育生物学还有许多其他重要的东西。这恰好是我喜爱的主题。和这方面的专业人士对话，他们认为组合逻辑是自然而然，是景观的一部份，他们几乎不觉得有必要提到它。你比较植物和动物，会发现两者都想出这种方法来控制基因调节，这是令人印象深刻。

目前现有生物的祖先经常有许多基因现在参与控制发育。要记住我展示 HOX 基因的系统树。许多在水母已经存在，当然有更多是存在于蠕虫，甲壳类动物和诸如此类。在演化中发生的很多事情是在时空中改变表达的特异性，以及受体在时空中的特异性。与其必然要演化制造新种蛋白质的新基因，演化大多是关乎组合现有的基因。

有趣的是，在威斯康辛州有一位优秀的演化发育生物学家。Sean Carrol 很有魅力。Sean 竟然可以说：过去五亿年大部分的演化，是基因调控的演化，而不是新结构蛋白的演化。当然，他采取极端立场，已经成功引起争议，人们说：「不是这样。所有其他的新结构蛋白都在发生。」对个人的科学职涯，这是好事，因为双方都提高论文发表率。

事实上，两件事都在发生。有争议，人们有动机去确认细节。我是有点儿取笑争议，但我也承认这是非常巨大的推动力量。

下一次谈论遗传变异和反应基准的表达。希望大家记住今天的讲座，因为今天讲的多半是宏观画面：在生命树，在所有植物和动物中，发育机制模式的影响。下一次看看这对单一种群和单一个体所做成的差异。这是微演化连接到宏演化的一种方法；接连到发育

译者附录

上文提到：「十九世纪生物学的一项非常重要发现，是所有生命是由细胞组成，可以有不同的安排。」那么，细胞从何而来？何处是生命之源。？

2011 年 3 月报章报导

NASA 专家找到直接证据 地球生命都是"外星人"

「地球的生命起源一直困扰着科学界，虽然有着多种学说，可惜的是都缺乏有说服力的证据。不过 NSASA 的一位科学家却表示他已经解开了这个千古谜题，而且拥有直接的证据证实地球生命起源于外星。

科学家们此前也对地球生命可能起源于外星做过推测，但是人类的历史比起浩瀚宇宙来简直是无比渺小，因此也只有通过地球上现存的蛛丝马迹来进行推测，偏远的地区未遭人类或者其他生物体破坏，这也成了科学家们发现"地球密码"的所在地。

这位名叫理查德-胡佛的博士是美国宇航局的工作人员，他主要负责研究小行星在撞击地球之后所引起的一系列的变化。目前为止，他已经在这一岗位上工作超过了 10 年之久，在这 10 年里他走访了全球的各种发现陨石的偏远地区，试图寻找早期地球的一些真相。

胡佛博士在走访了南极洲、西伯利亚和阿拉斯加之后发现了一种极其罕见的球粒状陨石，这些陨石中含有多种细菌的化石，而里面只有 9 种是存在于地球上的，其他则是地球目前未曾发现的。通过显微镜观察这些细菌化石，胡佛博士表示除了这 9 种地球已知的细菌，其他的细菌有的和地球上现有的细菌类似，而有些则是完全不一样，这说明他们的确是来自外星。

当然，这仅是胡佛博士发现的一个重要环节之一。在一个案例中，他还发现了一颗小型的有机体陨石，里面所含有的细菌都已经在地球上找到。他表示，这说明生命的起源可能要超乎我们的想象，比我们狭窄的定义要宽泛的多。

胡佛博士说道："可能对于这一点很多科学家不能接受，但这一领域的研究是必不可少的，细菌不仅在多数情况下相互关联，同时它们和地球上现有的物种也有密不可分的联系。"
这份研究结果将会发表在三月版的《宇宙学》杂志上，同时杂志社邀请了科学界的多位专家对胡佛的这一分析结果进行回应。主编鲁迪博士说："我们走访了 100 位专家并对这些研究结果进行一项一项的分析，为专家们提供批驳胡佛博士的机会。"

供职于 SETI(地外文明搜索)的高级天文学家赛斯博士说道："如果这一理论是正确的，那么将会深远的影响科学领域，同时对天文学也是一次巨大的冲击，生命体可能诞生于彗星上，只是降落于地球，我们至少应该将眼光瞄准太阳系，而不是仅仅认为地球上的生命是地球自行产生的。"」

外星来客带来了一些物质，这些物质又如何成为地球生命之源？

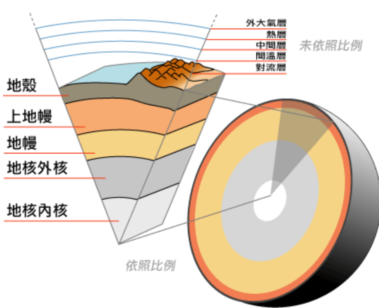
以下节译自 Southern Illinois University 的讲义，以供參考。

生命之源 THE ORIGIN OF LIFE

距今约四十八亿年前，因为吸力作用，一团庞大但非常稀薄的尘埃和气体云，浓缩成为一大球气体（太阳），有较小和密度较高的物质（行星）环绕。因为引力塌缩和原始尘埃一些元素的放射性，产生了热能。热量提高了行星的温度，包括地球；当时的温度远高于现在。

宇宙和地球的元素成份 每十万原子的含量				
元素	宇宙	地球	地壳	生命
氢 H	92,700	120	2,900	60,600
氦 He	7,200	<0.1	<0.1	0
氧 O	50	48,900	60,400	26,700
氖 Ne	20	<0.1	<0.1	0
氮 N	15	0.3	7	2,400
碳 C	8	99	55	10,700
硅 Si	2.3	14,000	20,500	<1
镁 Mg	2.1	12,500	1,800	11
铁 Fe	1.4	18,900	1,900	<1

宇宙的组成主要是氢和氦。较重的多种元素约占总数 0.1%。像地球这样的行星是由宇宙中的微量杂质组成，集中在一点。地球的主要成份是铁、镁、硅和氧；其他元素只占总量 5%。化学反应主要发生在大气，其次是在原始海洋和湖泊；是为生命之源。



地球岩石圈

岩石圈的组成部份有地核，地幔和地壳。地壳成份大多是铁，铝，钙，镁，钠和钾的硅酸盐。地幔成份大多是铁和镁的硅酸盐，以及少量铁和重金属硫化物。地核主要是熔化的铁和镍混合物。[75]

原始水圈

目前的海水（可能高达 90%）是来自火山活动，温泉等放气，因此原始地球的表面水比现在少得多。在地球存在的最初几亿年，水是以蒸气形式流动，在地球冷却后凝结为液体。

[75] 圖片：http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b5/Earth-crust-cutaway-chinese.png

古代大气层

原始大气

地球的原始大气层主要是氢和氦。然而，地球的质量太小，无法保留这些轻质气体，最终逃逸到太空。

次生大气

地球然后积累了次生大气，原因是由于火山放气，也是由于蒸汽冷凝水（因地球降温而形成）与矿物质的反应，如氮化物（因此有氨 NH_3），碳化物（因此有甲烷 CH_4，一氧化碳 CH_4 等）和硫化物（因此有硫化氢 H_2S）。没有游离氧（任何游离氧会与将磷，硅，以及熔铁等金属起作用，产生矿物质，例如氧化铁，硅酸盐，磷酸盐等）。

火山放气

原始地球较热，火山活动较多。火山气体大多为蒸汽（95%）和不同数量的二氧化碳 CO_2，氮 N_2，二氧化硫 SO_2，硫化氢 H_2S，硫 S，盐酸 HCl，硼 B_2O_3 以及少量的氢气 H_2，甲烷 CH_4，三氧化硫 SO_3，氨 NH_3 和氢氟酸 HF，但没有氧气 O_2。二氧化碳永远是第二个主要组成部分（高达 4%）。

第三纪大气

目前大气层的起源是生物性。反应性气体（例如氨气和甲烷等）已消耗殆尽；惰性气体成分（氮，少许氩 Ar，氙 Xe 等）保持不变；光合作用已经产生大量氧气。这种变化是在二十五亿年前发生：氧的演化已演化出光合作用的变种，初见于蓝藻。大气中的氧气含量在八亿年前已有 1%，四亿年前有 10%；现在约有 20%。

大气层氧气含量增加的部份证据，是不同年龄的岩石发现有不同程度的氧化。十八亿至二十五亿年前的岩石含有二氧化铀 UO_2，硫化铁 FeS，硫化锌 ZnS，硫化铅 PbS 和氧化铁 FeO，即使只有少量氧，所有这些都是不稳定。后来的岩石大多含有三价铁离子 Fe^{3+}，而不是二价铁离子 Fe^{2+}，以及更多的铀，锌，铅等等的氧化物。

生命史大事记	
二百亿年前	大爆炸
四十六亿年前	行星和太阳的起源
四十四亿年前	地球冷却，水可以凝结
三十五亿年前	生命之源，可能是嗜热生物
三十亿年前	厌氧光合细菌
二十五亿年前	蓝藻，氧出现
十五亿年前	真核生物（原始藻类）

十亿年前	多细胞生物
六亿年前	初期骨骼和可辨认化石
二百万年前	直立人
二十万年前	智人
六千年前	美索不达米亚的苏美尔文化
二千年前	欧洲罗马帝国
四百年前	英帝国文化传遍世界
四十年前	发现 DNA 双螺旋结构

第八讲：变异的表达：反应基准

今天谈论发育可塑性和反应基准，这个过程齐集了要理解微演化的所有工具，至少作为第一张草图。

大家记得上次讨论发育调控基因以及它们在体躯决定时定出基本模式的方法。它们为发展约束和亲缘关系的悠长历史提供洞识，也定出生物个体在发育过程中可以与环境互动的模式，以确定表现型的实际模样。

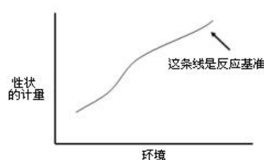
今天的谈论最主要是反应基准的概念，这样是为了从根本上改变你可能思考生物的方法。我希望你想象生物，至少是关于基因组方面，是有潜力产生很多不同的事物。实际落实的事物取决于遇见的特定环境，个别生物的特殊历史，而这深刻影响它的显示方式，它的行为，以及存活多久。

这完成了我们对在微演化运作的全部基本过程。以后继续讨论表现型的主要特点：性的演化，生活史演化，性别分配和遗传冲突等等五花八门的东西。

这一讲定义反应基准，在演化过程中的位置：来自何处，如何与遗传学互动；制作反应基准图以真正看到影响基因和环境的同时效应。这是重要的事情。我们的一般文化对先天（大自然）与后天（培育）一直有漫长争论。今天我给出工具分解和严谨了解这问题。最终会看到所有生物的所有方面都是由基因和环境决定，有明确的途径来考虑这些。

我会展示这种即时短期的表现型可塑性，是如何与发育控制基因和发育限制互动，这是利用蝴蝶翅膀；最后看到生物学其实是复杂的有机性；从蝴蝶翅膀的例子可以看到。

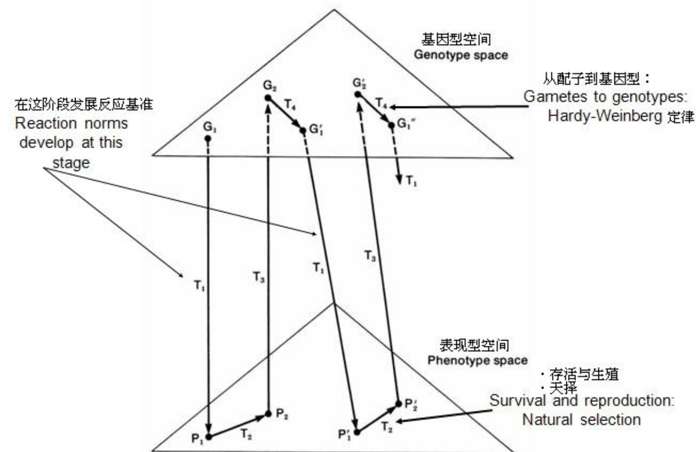
反应基准



发育弹性 developmental plasticity 是基因型的特性。可以为一大批事物定义反应基准。例如可以为一个家族定义反应基准。家族的所有亲人可能分享对环境反应的一些组成部分。但严格来说，反应基准只是单一基因型的特性。

这特性描述随着环境变化，一个基因型可以映照在一个表现型。最简单的情况是一个性状有一个环境变量，这是一个基因型对环境变量的反应。

演化发生在讯息和物质：基因型讯息和表现型物质

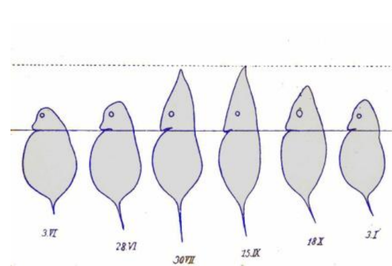


生物有许多性状，又有很多环境变量，因此可以立即看到这简单图片可以概括为 N 维反应表面。如不只是处理温度，这可以变得非常复杂，例如食物，人口密度，有或没有异性，很多事情。想想生物一生发生的事情，可以生成相当复杂的反应表面。每一个基因型都可能最终到达这反应表面，取决于环境史。研究反应基准是为了明确这一过程。

这又在哪里才适合？上一次讲讨论生态和行为、遗传、发育在演化过程中的作用，这图片重复这些基本信息。可以想象演化过程是基因型空间和表现型空间之间的循环，从一代到一代。卵子一经受精，反应基准开始发挥作用：基因型被翻译为成体的表现型。

配子然后映射到基因型，产生上端三角形的阵列，这是 Hardy-Weinberg 定律。下端三角形是反应基准产生的表现型，通过行为和生态，以确定一套存活的生物，可以交配和繁殖，生儿育女；天择在这里发挥作用。

重要的是每一代都发生所有这些事项，不能缺少任何一项。每一代都有遗传，都有发育，都有生态和行为。要认识微演化过程，这些都是必要的部分。

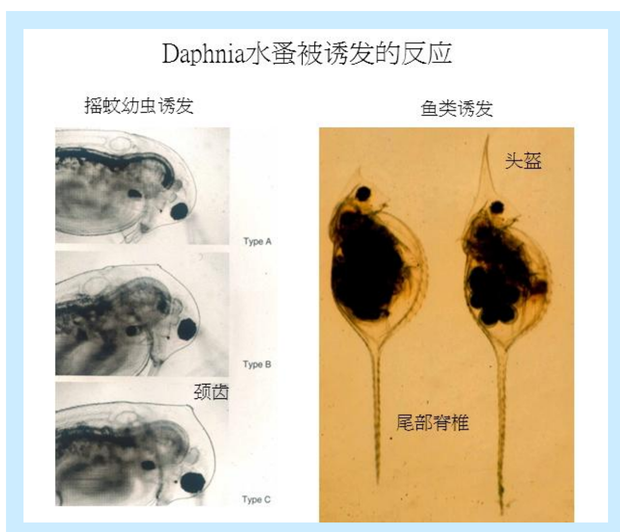


这是反应规范有史以来第一张图片。德国人 Woltereck 在慕尼黑附近的湖泊研究，所以他称之为**反应规范** reaktionsnormen（德文），不是反应基准。看到的是在一个克隆的几代经历的形态变化：从母亲到后代，到后代的后代等等。这是无性繁殖的水蚤。看到的是同一基因型产生的一系列不同表现型，基因型被准确复制，在夏季中期生产这些头盔和刺。

有几个案例有相当深入的研究。Daphnia 是一种水蚤，有脊椎，头盔和颈齿，其发育受到与捕食者有关的溶解分子所诱导，而捕食者吞噬水蚤的效率是被水蚤是否有脊椎和头盔所影响。

生产脊椎或头盔有生殖成本。如捕食者不在附近，生物不想生出脊椎，因为要付出生育下一代的代价。这是偶然的整容反应。环境给出信号：「哦，哦，危险。我该怎么办？」能够做到的就是修改后代的发育，使它们更安全；但下一代更灵活避免被吃掉，就不能多生孩子。

这成本是重要的。如果没有成本，生物就会时刻制造防御结构。如果没有代价，为什么不时刻这样做？但不是如此，是有一些成本，所以生物不得不妥协，尽量减少防御结构的成本；除非有危险信号，生物不会生产。

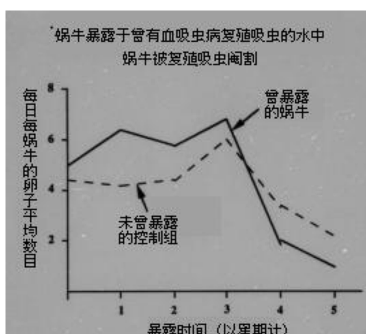


蜗牛的寄生方法是阉割受感染的复殖吸虫。复殖吸虫也称为血吸虫病。蜗牛是严重人类疾病的中间宿主。当 Daphnia 水蚤在水中嗅到摇蚊的幼虫，幼虫是细小无脊椎捕食者，游来游去，用前脚抓住水蚤；如水蚤制造少许颈齿，幼虫有困难处理。明显颈齿尽管看起来非常细小，但水蚤也付出成本，所以只有在嗅到水中有蚊幼虫时才生产。

这是 Daphnia 水蚤的头盔和尾部脊椎的近照，颇为戏剧性，这是成本负担。看看橙色图片，右边的水蚤生产了很多卵子，但是少于正常成体；左边的刚生产，卵子都在体外。



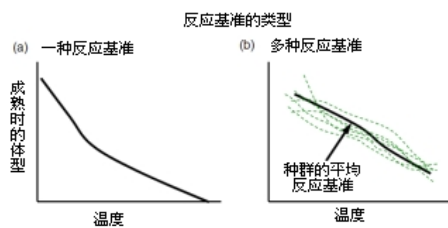
藤壶的弯壳也是做同样的事情，对抗蜗牛食肉动物，藤壶因而减少生殖力。如藤壶在发育时嗅到有蜗牛，就会长成弯曲的形态，躯体不能再从顶部自由觅食，也要付出少生孩子的代价。藤壶是四周游荡的虾幼虫，粘贴在基底，一生在地下室生活，用脚把食物踢入嘴巴。达尔文用七年时间研究藤壶，找出它们实际上是甲壳类动物。



贪食蜗牛受寄生感染，被复殖吸虫阉割

这是血吸虫病的数据，这实验巧妙之处是蜗牛的反应是由曾有寄生虫的水诱发，不是寄生虫本身。换句话说，蜗牛只要嗅到一点点的气味，以为寄生虫可能进入它的躯体，就有反应：「天哪，我就死于寄生虫，我要开始生育。」它会把生殖提前，这里可以看到转变的程度。实线是已经暴露于有寄生虫的水，虚线是未有暴露的控制组。

我所描述的这些事情都是诱发反应，都是对环境信号的塑性反应，塑造这些生物的反应基准。这是一些具体案例。现在看看抽象，视觉，分析的框架。

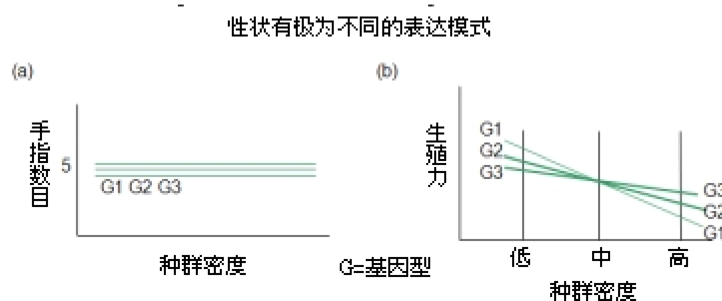


这是许多变温动物共有的反应基准。变温动物，另一说法是冷血，不调节体温。温度越高，它们成熟时的体型较小。这一般总体关系描述了蝌蚪是这样长大，许多鱼类是这样长大。

种群，可以理解为有多种反应基准的组合。种群有许多基因型。如细小种群只有五，六个基因型，绿虚线是不同基因型的个别反应基准，可以得出种群的平均反应基准：计算在所有环境和所有基因型的平均值，这描述了种群如何反应。

试图总结生态学这种复杂的情况，这一点很重要。想知道种群对环境变化会如何反应，可以分析彼此之间的影响：捕食者对猎物的作用，寄生虫对宿主的作用，吃草动物对植物的作用。以上的图片很好说明种群看来会是什么样。

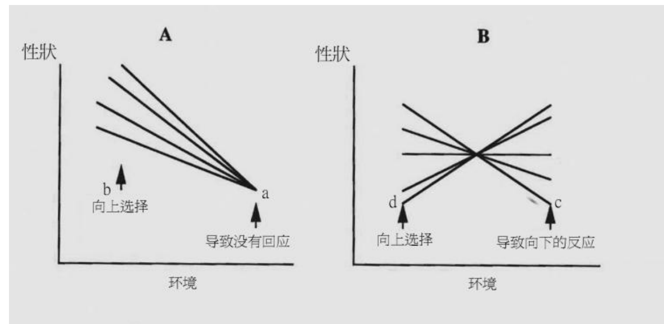
性状



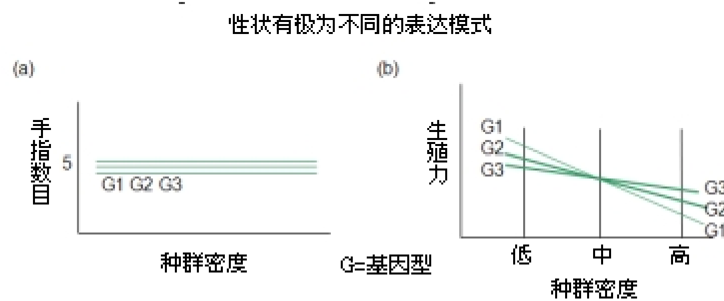
性状 traits 可以有很不同的表达模式，这不是说所有性状都有非常强烈的反应基准。这例子选上有五趾的四足动物，包括我们自己，表明可以有三种不同的基因型。大幅度改变种群密度，不会改变手的趾数。每个人都有五个手指。有一些事情对环境不敏感。因此，想象个别生物包含着不同程度的敏感。对环境的变化，有些是不敏感，或几乎不敏感，而其他部分相当敏感。

例如，繁殖力。如增加种群密度，个别生物的繁殖能力下降，因为要更艰辛竞争以找到食物。如以任何机制限制食物，繁殖能力下降；增加种群密度只是其中一个方法，种群的基因型对增加有不同反应。在所有三种情况，繁殖力下降，但对种群密度有变，基因型 1 是相当敏感，基因型 3 是较不敏感；这会有所差别。

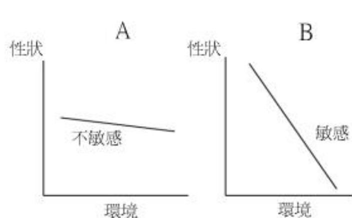
事实上，想想如种群有波动，有低密度和高密度，那是有办法可以保留遗传变异，因为反应基准水平不一，在某一密度表现很好，在其他密度就很糟糕。种群密度高高低低来回，这一次青睐 G1，下一次青睐 G3 等等。



例如，如四个基因型有 A 图的反应基准模式，选择 a 点会导致没有回应，因为全都正巧汇集在这一点。因此，在这部份环境，选择没有影响。但在 B 图的情况，把反应基准配合上一图的生殖能力，如在这环境选择向上（d 点），会得到向下的反应（c 点）。



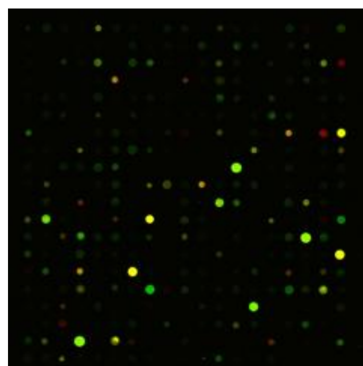
如果在种群密度低时选择，而种群在长时间维持低密度，就会产生种群变化，因为偏重 G1，高密度时生殖力低。就是这种情况。



看看反应基准的素描，会察觉到性状对环境的变化是如何敏感。A 不是很有可塑料的性状，是颇为不敏感，从这个浅斜坡度可见。B 性状非常敏感。稍为改变环境，它改变很多。



Affymetrix 基因蕊片



基因模式中亮点示意图（这不是黑腹果蝇）

不仅是脊椎和头盔有反应基准。这是黑腹果蝇的 Affymetrix 基因蕊片的图片，有 13,500 个基因；蕊片测出在生物中表达的信使 RNA；图片某一点的强光是特定基因的信使 RNA 浓度的计量。一张图片给出整个基因组产出的摘要。

这些事物有反应基准。把果蝇暴露于高温和低温，提取其 mRNA，在基因蕊片处理，比较两种模式，会看到所有这些光点的模式有很大差异。如仔细观察，

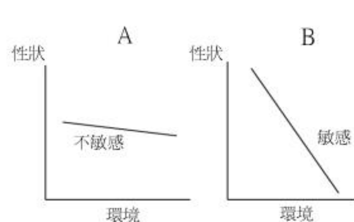
可以得出基因组全部 13,500 个基因的表达模式。这些概念是一般的，不仅限于形态，也适用于表现型的任何方面。这是目前非常流行的方法来测量表现型。在现代分子生物科技，基因蕊片只有十年，十多年，是一次过研究基因组全部基因的所有表达。

总结反应基准。反应基准是说明作为环境的功能，基因如何映射到表现型。它们是基因型的特质。如要正确严格的方式来测量反应基准，必须要能够克隆生物，才可以复制相同的基因，然后在不同的环境测试。如果对人类要这样做，要利用什么数据？

同卵双胞胎可能是唯一的数据，这些日子可能极少同卵三胞胎。加利福尼亚州某地好像有同卵八胞胎。大多数时间我们只是处理同卵双胞胎，在人类这方面是极限。但水蚤或植物有时可以复制基因型多达百个，就可以非常精确测量反应基准。

想象种群是个别反应基准的组合；这是重要的概念，因为研究生态时要考虑捕食者和猎物如何互动，以及竞争对手如何互动。这样的话，生物学家过去的通常做法是把这些事物归纳为物种，物种各有典型属性。所有物种甲应该有某种行为，所有物种乙有另一种行为。

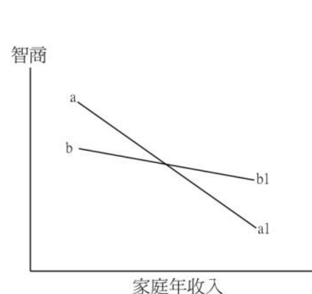
但物种个体之间的差异是非常重要；当两个物种有相互作用，并不是全部个体有相互作用。它们是不同的；当物种互动时，是反应基准组合与反应基准组合互动。这就产生重要影响。例如，这倾向于稳定生态互动。六至八星期后研读生态环境。种群的属性有重要影响。



真正简单的方法来谈论表现型对环境敏感：制作反应基准图，看看斜度。如果斜度陡峭，这些生物对环境变化非常敏感；如是平坦，它们不是敏感。

在通识教育课程，有多种知识工具可用于处理人们的后天智商演化或种族差异，或很多涉及基因决定论的种种东西，反应基准是有用的，因为它以视觉描绘基因和环境对表现型的影响。

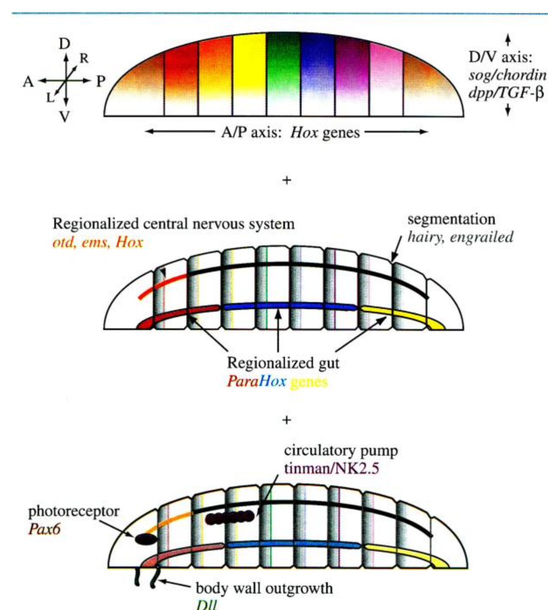
我提出以下的探讨性绘图，只是为了说明以上谈到的东西的潜在社会意义。



智商相对于家庭年收入；有麻烦，我们不再是政治正确；如人类同卵双胞胎 a 和 b 在不同环境长大，结果是不同的家庭年收入 a1 和 b1。我不知道这是否真实，只是想你记住，说服你类似这样的分析可能重要：说明相对于人口中的其他人，人们在这环境看起来很聪明、但在另一环境很愚蠢，所以这些东西是取决于背景。

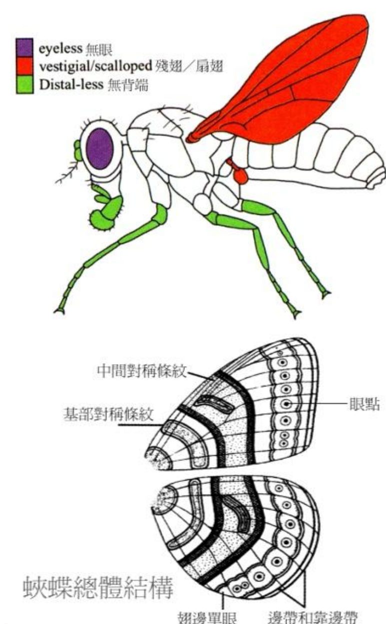
我已经谈了很多表现型可塑性，向大家展示这些奇妙的例子：水蚤对捕食者反应敏感等等。这是否说生物是真的可塑？我能否拿起一堆泥，塑造成任何我想要的东西，视乎这东西暴露的环境？

上一讲已经学到大规模结构是取决于很难改变的事物；这些是有深厚演化历史的发育模式，它们建立表达可塑性的严格框架。缓慢改变的事物。发育控制基因制约着迅速改变的事物。



这图例是「无背端基因 Distal-less」(图下端的 Dll），是发育调控基因。这图片说明果蝇幼虫如何在发育早期定形。第一件事情就是前／后轴定形，是 Hox 基因的任务（上一图）。然后背腹轴是由 Sog（短原肠胚形成）、Chordin（腱蛋白）和 Decapentaplegic（皮肤生长）等等决定。

然后，在生物的基本轴定形和肢体形成后，开启其他的事物以决定是否处理头，肠道或尾巴。有趣的是诱导心脏形成的基因命名为 Tinman（铁皮人），Tinman 是《绿野仙踪》的人物，没有心脏。有一些命名真巧妙。



其他发育调控基因决定较为具体躯体部份的发育

我们今天关注的是这个 Distal-less(Dll)基因，决定体壁的自然发育。看看果蝇的躯体，某些突变会在此发生。如 Distal-less 有突变，躯体这些部份将受到影响。它们都是肢体，是体壁的外包，发育成为触须或口器或腿部。残留〔作用〕正在影响翅膀和平衡棒，而无眼〔作用〕正在影响眼睛。

为了告诉大家蝴蝶翅膀的深度发育限制，首先请大家注意名为「蛱蝶总体结构」的东西。蛱蝶是蝴蝶的一个大家族，在 19 世纪德国生物学家以 8 个小数位的德国彻底精神，详尽研究成千上万的蝴蝶翅膀，成功把蛱蝶整个家族的数百个品种归纳为这些主题的变化。



他们发现翅膀中间可以有条纹，外层部分可以有翅边斑点；翅膀边缘可能有「带」等等。除了描述蝴蝶，这也用于描述林林种种的东西。我们将重点放在眼点。

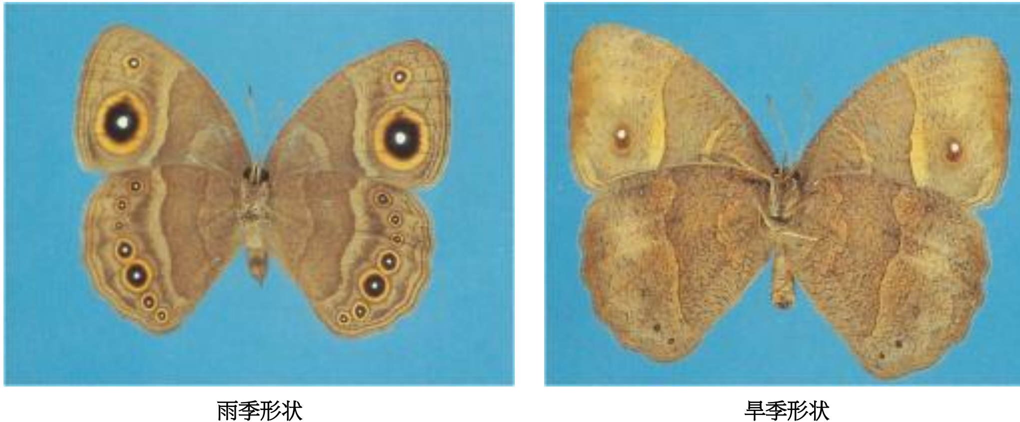
在 Peabody 博物馆浏览藏品十分钟，已经有这样多姿多彩的蝴蝶翅膀图案，惊人的美丽。我记得在檀香山 Bishop 博物馆藏品第一次看到凤蝶〔鸟翼蝶〕。凤蝶来自新几内亚和东南亚其他地区，有那么大，是地球上最大的蝴蝶，足足有两只手掌大小。可以看到仅仅改变表达颜色的位置，改变不同元素的大小，就生成庞大数目的图案。甚至可

以在翅膀上写上数字。演化已经在这蝴蝶的后翼写上号码。

趣味：[摄影师 24 年拍全蝴蝶翅膀上的 26 个字母]

利用这模型来研究的蝴蝶，最为透彻的是 Bicyclus 蝴蝶，已经被 Leiden 大学的 Paul Brakefield，Madison, Wisconsin 的 Sean Carroll，爱丁堡大学的 Vern French，本系的 Antonia Monteiro 以及许多人研究。Bicyclus 蝴蝶有多项特点，其一是发育可塑性。

Bicyclus: 有旱季和雨季形状的非洲蝴蝶

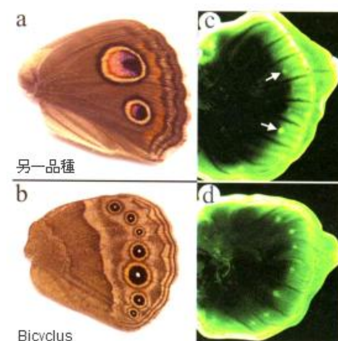


雨季形状 **旱季形状**

这是在实验室孕育的两兄弟，一个在雨季的条件下长大，另一个在旱季的条件下长大。所以，一个基因型可以激发一系列的表现型，这过程见诸眼斑的大小和密度有大大改变。

可以从果蝇取出 Distal-less 基因，可以利用那 DNA 片段来认出蝴蝶的同源基因，然后可以把报告基因放在同源体，可以要求基因在表达时表达报告基因，这样可以看到基因在何处表达。做到这些，就可以看成体翅膀会形成眼斑的每个地方，可以看到发育中的蛹的翅盘有表达这基因。

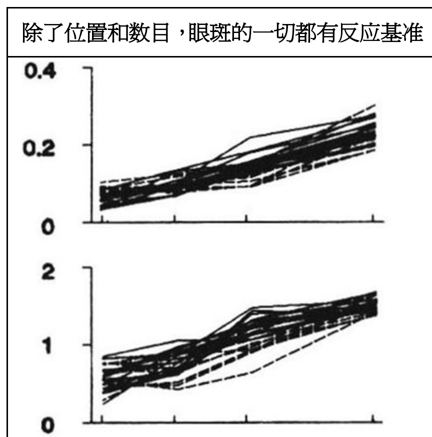
蝴蝶，苍蝇和其他完全变态昆虫的发育方式，在毛毛虫或幼虫喂食一段时间后，开始形成蛹，蛹细胞重组成为未来成虫器官的结构和翅盘，翅盘将来成为成虫的翅膀；还是蛹时看起来像这样，刚好在蛹的表面，如果利用它来做一些发育生物学实验，可以穿透蛹壳挑出一些细胞，摆弄摆弄，放在其他地方；这样就可以在那里制造眼斑。这实在是极为整整有条的系统用作研究，因为实际上是操控细胞以及操控遗传，可以操控蝴蝶翅膀的发育生物学和遗传结构的基础。



Distalless 调控 Bicyclus 蝴蝶眼斑的发育 旱季 雨季

另一品种只有两个眼斑；翅盘只有两个地方表达 Distal-less，在中心的白斑位置。Distal-less 实际上是指示翅盘在什么地方制造眼斑；蛱蝶的总体结构指示只能在某些位置制造眼斑。蝴蝶翅膀的总体结构可能有一亿年的历史，很古老。是否不能改变眼斑？不，不是如此。

几乎眼斑的一切都有反应基准，除了位置和数量。特定的品种必然有相同的数目，总是在同一位置，无论是大还是甚至无法看得到的小，这取决于它们被表达的环境。



如果培育一大堆的家族，比较各家族的兄弟姐妹以制作反应基准，可以看到白斑点的直径（左上图）与黑斑点的直径（左下图），是随着温度从低到高而改变。旱季温度低，雨季温度高，这改变了蝴蝶翅膀的反应基准。这些反应基准不是复制体，而是同一代的兄弟姊妹，因此呈现不同家族的眼斑对温度敏感的差异。



我迷上了类比，类比是危险的。是否可以认为宏演化制造了花瓶，像插花一样盛载着反应基准的组合？可以想象花瓶是蝴蝶翅膀发育局限的演化历史，一直把那些反应基准保持在一定范围，但环境使它们有变化，终究花束掉出花瓶。

答案是否定的，因为控制眼斑的形状和位置的一些基因也参与决定反应基准的斜度和形状，两者在基因方面是混杂的，因为同一基因在发育的不同时间有两个不同功能，而天择在整个生命周期影响这基因。

因此，这些是局限，不被改变；基因可以稍为调整其他东西的局限。事实上，同一基因参与产生两件事。如选择 Bicyclus 蝴蝶的表现型可塑性，以移动反应基准的斜度，也是选择决定眼斑位置和数目的基因。

如果你认为这样的东西很酷，可以看看这类型的网站。Antonia Monteiro 研究蝴蝶翅膀图案。Günter Wagner 研究四足动物肢体，他和 Vinny Lynch 一直在寻找雌性哺乳动物生殖道的起源。他们一直比较鸭咀兽和针鼹—都是下蛋的哺乳动物，与袋鼠和真哺乳亚纲动物—类似老鼠，狮子和人类这些东西，发现雌性哺乳动物生殖道起源原来涉及 HOX 基因，这是基因复制以发育新结构的另一故事。

我们的系主任 Rick Prum 在 Peabody 博物馆研究，他是世界级的羽毛专家，恐龙和羽毛；如果你有兴趣和他一起研究，随时欢迎；他非常友好，乐意向你展示他知道有关羽毛的一切。这是活泼的课题，有很多有趣的研究。

总结我的概论，我想强调表现型是整个生物的外观，以及生物的整个生命周期是由各个部分镶嵌而成，其决定模式在演化的岁月变化很大。看看人体，最古老的部分是四肢五指，在演化上相对年轻的是大脑皮层和一些其他方面。

如要看看大脑皮层的可塑性，会发现它是难以置信的可塑。刚出生婴儿的神经细胞连结点比七岁时要多数十亿个；从出生到七岁，心智发育主要是与环境的可塑性互动重组大脑皮层。事实上有关学习的许多事物，是对环境的可塑性反应。我和你都是不同演化年龄的事物所组合。

常见的动物基本发育模式，大多约有五亿多年。植物可能年轻一些。HOX 基因控制动物的躯体对称和模式，可能有六亿年，也许少一些，也许是五亿五千万年。开花植物的 ABC 花朵发育模型可能是介于九千五百万至一亿三千五百万年，这发生在白垩纪。

时间转到下一代，生物遇到某一环境，它对环境的可塑性反应相对是较近的演化，它实现了某一应急计划。如水蚤是来自没有鱼类，或很长时间没有鱼类的湖泊，它们对把鱼的气味加进水中不发生反应。如水蚤是来自长时间有鱼的湖泊，它们会有反应，迅速作出强烈反应。可塑性反应是可以演化的东西。

我要提醒不是说所有可塑性反应的细节不是必然的全是适应性。例如，考虑温度。如要研究生物对温度的可塑性反应，很可能生活在北极地区的生物，与生活在热带地区有不同反应基准，因为它们遇上不同的温度制度，而这是演化而来的反应。但也很可能是因为生物和物理方面遇上变冷而不能反应，这无需演化。

我希望你能想到有系统解析类似可塑性反应基准这些事物，可以推算那些部分是适应性，那些部分存在只是因为生物是由这些东西构成。它们是生化系统，而我们知道生物化学的反应速率是随温度和很多其他东西而改变。它不全然是适应性。

在解析生物时，真正看到的只是多层面反应表面的一点。这可以是很多其他的东西；当我们思考演化生态学，种群动态，宿主和寄生者之间的相互作用，这些所有其他可能的东西很重要，因为这些都是在其他情况下可能有其他的相互作用。

思考反应基准，我们能表达种群的遗传变异，表达对环境的发育反应，这些不同基因组合对环境的反应，让我们可以看到随着基因频率和环境情况改变，生物一代又一代的动态。因此可能有很多有趣的分析。但我想你要记住的是这一点。

表现型是遗传和环境影响的产品，它们之间的相互作用以产生表现型是非常重要。因此，从来不是可以声称只有大自然（先天）或培育（后天）就可以解释在生物中看到的一切。

这大概就是在学习分析天择如何形成生殖成功的表现型之前，先要知道的微演化原则。在成熟年龄演化这课题，会谈到人类女性，鱼和长毛象成熟年龄的反应基准，会使用所有这些概念。。

眼前生物的一切都有演化的历史，不一定是适应的历史，可能是漂移。在表现型发生的事情，可能是在生物其他地方发生事情的副产品。在分析眼前所见的事物，应不断比较各种替代方案；眼前所见的都是演化而来。记住：人类的祖先在某时刻是细菌，一切由此而来。下一课谈论生物是如何设计用于生殖成功，第一步就是为何它们是有性生殖？

第九讲：性的演化



开始今天有关性演化讲座之前，我想和大家分享这张我在星期六上午十点钟拍摄的图片。这是 Hamden 高尔夫球场的火鸡，有时出现在我家后院，很得意的生物。看着它们，你想到第一件事也许是它们如何制造这些耀眼的颜色，是否有不同方式造出脖子或脸部的颜色？脖子是红色，脸部是蓝色。生物力学是否不同？事实上，这些颜色是**衍射梯度** diffraction gradient，完全没有染料，头部的蓝色实际上是由泡沫的分形矩阵造成。我认为红色是染料。火鸡造出颜色有点儿神秘。

为何这些火鸡是这样子？可能是对或错的标准解释还没有在火鸡中明确测试，虽然已在它的近亲山鸡和孔雀中有明确测试；它们都是雉鸻科；–眼前所见是否性择的产品，雌火鸡大脑觉得有吸引力。这是深层的奥秘。为何雌火鸡认为是美丽的，也引起我脑中美的感觉？我和雌火鸡约在一亿五千万年前拥有共同的祖先。美的感觉是否一亿五千万年来在两个体系都维持不变？火鸡在雪地沉思会让你想得很远。

今天讨论性的演化，一星期后是性择。我希望带出的信息：这是生物学第一个基本问题，因为这塑造我们在生物学研究的几近全部东西。我今天要说的「性」，意义上是有组织的双倍体性别，已经存在约一亿五千万年，有很多很多的后果。

关于性有一个谜，我们认为性是复杂和昂贵，因此需要解释。我记得好像是 Chesterfield 侯爵或是类似人物告诫儿子「性」这个问题：「维时不久，非常昂贵。」接下来看看植物和动物界大规模模式的有性生殖的后果。

先要弄清楚**重组** recombination、**生殖** reproduction 和**性别** gender，因为非生物学家头脑中「性」这个词经常想到这三件事的综合。重组是后代在遗传上有别于父母和兄弟姊妹的过程。也有一些例外。

重组

例如，犰狳总是有同卵的四胞胎，很方便做一些研究。人类的同卵双胞胎当然是例外，他们因为重组而不同于父母，但彼此依然相同，那是因为他们来自发育的早期有丝分裂活动，他们本来是同一受精卵。另外有放肆的多胚发育寄生蜂，寄生蜂把一个卵子放进毛毛虫，卵子开始发育成为囊胚，囊胚分裂成为数百甚至数千的碎件，每碎件发育成为蜂胚胎。

其中一些姐妹黄蜂分化成武士，在毛虫四周巡逻，消灭可能在毛虫下卵的敌人。如任务失败，它们就死掉，但为其他黄蜂扫除障碍，方便其他黄蜂吃掉毛虫和孵化成为黄蜂。重组的概念是制造各自不同的兄弟，但总有迷人的生物例外。在某些情况下，它们不是，但通常它们是如此。

生殖

生殖与重组不一样，看看这些对比的例子，为何重组和生殖并不一定总是耦合。在人类，两者是耦合，但细菌和同源衍生植株无需重组就可以生殖。细菌可以有性而没有分裂，可以进行重组，只是改变自己的基因，然后等待一段时间，后来分裂。

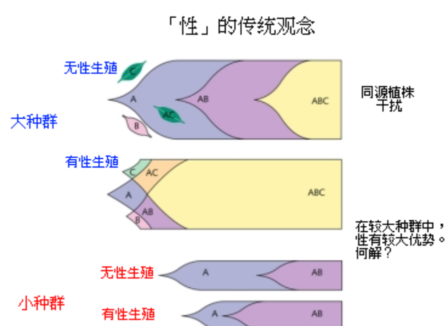
在植物界，**同源衍生植株** clonal plant[76]当然有选择，许多可以选择无性或有性生殖；往往在分散到另一个地方时就有性生殖，停留在原来较可预测的地方时就无性生殖。

性别

性别不同于重组或生殖。性别是雄性和雌性。两种性别的第二性征是源自与大小不同配子的产出。

这一切的发生，要留待起源于演化的减数分裂，然后创造可以有性择的局面：一方面是选择制造许多小配子（精子）的事物；另一方面是选让制造几个大配子（卵子）的事物。因此，这是三种不同的事情。

我还有几句话，刷新大家的记忆或介绍。**同型配子** isogamy：一个物种的所有配子大小相同；这经常发生在原生生物，单细胞藻类和原生动物，它们产生大小相同的配子。**异型配子** anisogamy：配子有两种不同尺寸，大的是卵子，小的是精子。大家较为熟悉异型配子。**配子结合** syngamy：配子结合形成受精卵，是有性生殖过程的一个步骤。**细胞核融合** karyogamy：两个配子的单倍体核融合。配子走到一起，然后细胞核融合。这些事情需要时间。所需时间是有性生殖的一些成本。



在这阶段，同型配子生物有交配型，以减少近亲繁殖。交配型常见于许多单细胞藻类和许多纤毛虫，例如草履虫。这情况是某类型的生物只能交配另一类型的生物。交配型 1 只可以与交配型 2 交配，但不能与交配型 1 成亲。在某种意义上说，这类似种群在基因方面有大量性别，但交配有颇为有趣的规则：不能与像自己的对象交配。种群于是区分和演化产生大量的交配型。

「性」为何存在？传统观念是由 August Weismann 制定，然后 Mueller 详解，Crow 和 Kimura 澄清；观念是这样的：大自然中有重组，基本上是因为这在两方面增加演化率：增加两个有利的突

---

[76] 译注：Clonal plants，简体惯译为「克隆植物」，正体译法有「同源植株」或「营养系植物」。Clonal plants 是植物无性生殖的一种方法，由一母株开始以走茎或地下茎等方法扩张地盘，成为一个群体 clonal colony。群体的全部植株复制自母株，其基因全部相同；这些复制植株可以是有性或无性生殖。骤眼看来，这不就是「克隆」？可是检查「克隆植物」的解释，大多涉及植物克隆技术，是利用离体培养技术在试管内大量繁殖植物种苗的方法；英语是 plant cloning。因此，clonal plants 音译为「克隆植物」是懒惰的翻译，也混淆了人工操作的 plant cloning。Clone 的「复制」意思很清晰，何苦偏偏音译「克隆」？「营养系植物」译名也有不妥之处。容易混淆「营养繁殖 vegetative reproduction / propagation of plants」，这是由植物的根、茎、叶等营养器官或某种特殊组织产生新植株的生殖方式。「同源植株」是较为贴切的译名，也是最不流行；要更详尽准确，可译为「同源衍生植株」。劣币驱除良币，劣译驱除正译。

变可以聚集的速率，增加丢弃不利的突变的速率，稍后我用一些图表说明。后果是这降低灭绝的概率。所有这些都是正确，但可能不是「性」存在的原因。

这是传统观点。在大规模种群，如对比大规模无性生殖种群与大规模有性生殖种群，可以想象直轴是种群的突变频率，横轴是时间，而 A，B 和 C 是基因组不同地方产生的有利突变。这些不是有单一位点的多个等位基因，而是三个不同基因，它们的结合是非常酷，因为这改善生殖成功，保卫免受疾病等等。

在无性生殖种群，首先是 A 弹出，掌管种群，因为它有优势。在已有 A 的同一生物中，随后有 C 发生，在此之前 C 已经发生过一次，但没有结合 A。在无性生殖种群的直系后代，有利的突变一个接一个，因为没有「性」把它们结合起来。AC 在出现后不久死去，然后是 AB，而 AB 是优于 AC；生物已含有 A 和 B，C 才最后出现，由 ABC 接管。这是同源植株无性生殖干扰的过程。

在有性生殖种群，这些突变可以理解为与无性生殖种群差不多同时发生，但经由「性」和重组迅速结合，ABC 组合较早时在种群中传播，然后固定下来。

看看小种群，性仍然有优势，但不是一如在大种群中那样大。小种群成员数目较低，较少突变，所以较少遗传变异。

想想种群的规模，种群的所有基因组是一张捕捞突变的网。较小种群捕捞得较少，因此有较少可以聚集的东西，小种群需要较长时间让「性」变得有优势，因为必须等待那突变到来。在大种群，突变来得非常快，比较快。

「性」的成本

在**同型配子**生物中，成本是基因组稀释，交配所需时间，被捕食的风险，性传播疾病和有困难找到配偶。以下逐一介绍。

基因组稀释的成本，是因为参与有性生殖，已经决定你的后代只有 50%是你的基因，50%是另一方的基因；若然是无性生殖，基因 100%是你的。这就是基因组稀释的成本。我认为你可以推论出这间接也是孕育雄性的成本。

无性生殖不需要雄性。事实上，我们通常认为无性物种只有雌性，原因是她们产卵。

看看酵母，可以有性或无性生殖；实验测量的差异是无性生殖要用一小时，有性生殖要用八小时。我们做一个小小智力实验。

拿一桶啤酒，放入一个无性酵母和一个有性酵母生物，让它们欢欢喜喜去酿酒。一小时后，有两个无性酵母，有性酵母只有一个。两小时后，无性酵母有四个，仍然只有一个有性酵母。三小时后，无性酵母有八个，仍然只有一个有性酵母。就是这样。

这种时间差异对两种类型的相对适应度有巨大影响。所有其他条件都相同，无性类型只靠繁殖较快，已经席卷整个种群和完全排斥有性类型。啤酒几乎 99.999%是由无性酵母制造。

其他成本当然是找配偶和交配需要时间，暴露于被捕食的风险。在交配过程中，配偶的任何一种疾病可以传给你或后代。可能是来自配偶基因组的自私基因元素传给后代。如种群密度低，很难找到配偶。进入深海，无性生殖的频率增加，就是这原因。死亡鲸鱼偶而掉下海洋底层，专吃这些尸体的生物彼此距离甚远，会发现它们有较高比率是无性生殖或同期双性体，比率是高于生活在近海面热带珊瑚礁附近的高密度种群。

在异型配子的最简单的形式，雄性的成本是双重成本。如雌性可以选择无性生殖，会自问：「我应否有性生殖？有什么成本？」算算孙子的数目：如果不生育雄性，通过雌性裔系就可以有两倍多的孙女；如只生育女儿，会有两倍多；这是因为基因组稀释效应也发生作用。因此异型配子生殖，加上基因组稀释，这就是有性生殖的双重成本。



Acarophenax[77]这个词会出现好几次，因为这是引人注目又任性的螨，我们感兴趣是它引人注目的任性。Acarophenax 螨是就近交配竞争的极端例子。许多螨，不只是 Acarophenax，在腹部产卵，卵子在母体内孵化，兄弟姐妹在母体内交配受精，兄弟死去，姊妹吃掉母体。这是很引人注目的任性。

螨妈妈的问题是应孕育多少儿子和多少女儿，才得到最多孙子？螨妈妈有点担心隔壁的女人和她可能做的事。所以螨妈妈只孕育一个儿子，这是因为一个儿子可以制造足够精子授精所有他的姊妹。如孕育两个儿子，有一些精子会浪费，可以用那卵子孕育另一个可受精的女儿。Acarophenax 和所有同样的螨实际上选定的解决方案是一个儿子，很多女儿。

这些有趣的自然历史重点说明有性生殖是昂贵的，需要时间，冲淡基因；同型配子生殖的成本是任何有关孕育儿子的成本。若然儿子没有带来有性生殖的优势，就会变得无关重要。

性的矛盾基本上这是经常，复杂和昂贵。正如酿酒桶的酵母例子指出，无性生殖应迅速取代有性生殖的种群。然而，看看生命之树，大多数生物是有性生殖，即使那些我们认为是无性生殖的，如细菌和病毒，实际上已经演化成类似有性。这似乎是一件好事。

有性生殖

传统解释认为有性生殖加速演化和降低灭绝的可能性。但这有一个问题，在物种或群体的层次表达，还不足以保护有性生殖不受无性突变的入侵。原因是如果考虑物种的利益，这会导致物种在灭绝前能存活更长时间，而物种的世代时间，以数量级计算是比个体的世代时间长得多。

脊椎动物物种通常存活一百万至一亿年。个体存活以月或年计算。在物种层次和个体层次，事情发生速度的差异约为 10^6。任何个体的优势，例如无性生殖，要相乘几千或几百万次才会在群体

[77] http://tecnoculto.com/wp-content/uploads/acarophenax_tribolii.jpg

或物种频繁灭绝之前，优势才会见效。无性生殖的个体优势似乎是每一代有倍增，经历很多世代加起来就有很大的差异。无性突变应该时刻接管。但不是如此。

在解答这问题之前，我想提出一些有性生殖事物演化序列的事项。在原核生物，细菌和古细菌，修复受损于紫外线的 DNA 可能是非常重要。然后出现了有丝分裂和真核细胞分裂。一旦真核生物的祖先形成，有适当的细胞质和细胞核，就有了多种染色体，出现有丝分裂。这回到大概是十五至二十亿年前。

有丝分裂重复和修改后，出现了减数分裂；减数分裂其实是非常，非常复杂的交响乐安排。只有在有丝分裂后，才会有同型配子生殖交配型，之后才有异型配子生殖的演化。异型配子生殖的演化实际上是大事，因为最终导致雌雄的区别。要制造大小不同配子的东西，才可以有性择。为何发生这些事情的概念很有趣，因为这是源于雌雄的差异。

其中一个观点是更大的卵子将提高后代的存活率。同型配子生殖种群的个体可能在选择中生产较大的卵子，因为婴儿存活得更好，也生产更多信息素。这些卵子能更好宣传它们的存在。较大的卵子是较好的香水工厂。可以想象卵子是大型的浓浓香水工厂。

这是频率依赖的选择；一旦某些生物开始生产较大卵子，其他的一些可以决定：「我不需要生产较大卵子和投入很多体能，因为别人为我做了，我反而会尽力授精大量卵子。」它们被选择生产精子。它们生产许多小配子，游得快又善于侦测香水。这是一种想法。

另一种关于异型配子生殖的想法，是这些大卵子有细胞质胞器。细胞质胞器本身有独立的基因组，基因组的前身是线粒体或叶绿素或纺锤体。你不希望有一种情况要和细胞质基因组竞争，因为如果这样会得到无法控制的演化，细胞质发生微演化过程，可导致自私的线粒体或自私的叶绿素接管细胞质。

事实上是有线粒体癌症。有些情况是线粒体失控，最终线粒体填满整个细胞。你不希望出现这种情况。您希望细胞有相对良好调控，以及生化平衡的环境。双亲遗传是细胞器只是来自父母的一方，通常是母亲。双亲遗传的一个后果是避免冲突。这对异型配子生殖的源起可能重要或不重要，但肯定是这得以保留的一个原因。

在谈论突变和寄生虫之前，回顾 August Weismann 早在 1892 年所说：「性有很多后果。」性已存在很长时间；当我们试图发现为何性原先有演化，我们处理的情况是自建立以来，原先的理由已被层层的适应所掩盖。

必须分清性的原因和后果。但这在目前很难做到，因为原先的「因」经被这么多的二次「果」覆盖。人们一再被愚弄，把「果」当作「因」。在某种意义上，实际上我们可以一直有条理讨论和科学研究「性」的理由，但我们有困难，而且可能永远有困难，去找出「性」源起的真正原因，因为这发生在很久以前的不同情况，并且它有各种后果。

修补和突变

有什么力量维持着重组？Alex Kondrashov 十五年前关于这一点写文章，提出了四十三项，我只列出一些我认为仍然是可信，可由实验或比较来证实的假说。如你决定写一篇这题目的论文，想知道人们给出性的源起和保留的理由，这份清单约有四十至五十项假说。

有两项重要的遗传假说。一个是修补，另一个是突变。在某种意义上，突变即是在种群层次的修补。也有生态假说。寄生虫和病原体，以及它们构成的共同演化问题，现在许多人已接受是种群保留有性生殖的一个主因。另一个事实：重组传播风险，而投注保险的方法是超越孩子是否会感染特定病原体的问题。可以想象把理由分为两大类：遗传和生态。

原核生物已演化很多修补机制，很复杂但仍然在运作；微生物实验室经常在研究。DNA 聚合酶本身校对纠错。如一个核苷酸已被切除，不在序列，可以利用互补链补回，这需要一个双链 DNA，不是单链 RNA。如只是处理一个单链 RNA 病毒，很可能有困难作出这样的维修，因而有非常高的突变率。突变，往往是指补修不足的问题。补修机制实际上控制突变率。

真核生物有这类校对纠错。有一些补修机制实际上需要双倍体，所以要有额外染色体，要有两个双链 DNA 分子，其他的可以作为备份。可以利用它来修复任何突变性损坏。

最有趣的是重组性修复；思考种群层面，最有趣的是重组性修复，因为它分离出配子子集的缺陷。可以有五、六个基因组的突变。重组可以把它们组合为一套配子，如这些配子死了，突变也不见了。通过天择，重组修复分离株和丢弃基因的缺陷。

吸收和理解突变如何在小规模无性种群中积聚，这是很重要，因为可以证明概念至少在理论上是成立的，可以在小种群中用实验证实；这是任何无性生物一个严重和长期的问题。是这样运作的。

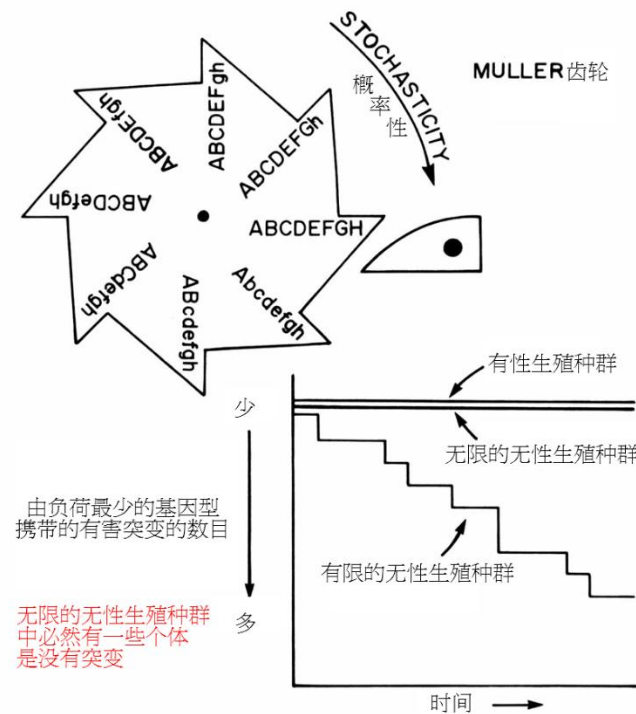
在一个小种群，有最少突变的生物「目」最终因为漂移而消失。可设想开始时有一个完全干净的种群，假设是细菌。这小种群只有十个或二十个细菌，没有任何突变。然后第一个突变产生，并最终在种群中漂移，然后固定。到了最后，小种群的全部生物有一个突变。

因为他们都有一个〔突变〕，无法摆脱。这过程再次发生。然后他们有两个〔突变〕等等。这导致有最少〔突变〕的生物目的突变数目不可抵挡的增加。最少〔突变〕的从零到一，一变二，二变三等等。受这情况影响的生物会是胚胎型的线粒体和叶绿素，以及古老的无性生殖生物例如蛭形轮虫。

事情是这样的：生殖成功和性状或遗传状况被「小数定律」抹掉。随着种群规模减少，天择变得越来越无力。只是由于采样问题，就会得到更多噪音；只有少数生物，因此相互关系不再紧密，变得嘈杂。

种群越小，随机事件越重要。种群非常小，天择很少有机会发挥，失去动力的原因是性状变异与生殖成功的相互关系在少数任意事件的噪声中丢失了。

如开始时的卵母细胞有两个或三个线粒体，事情就会是如此；极少数线粒体进入卵母细胞，这就是遗传瓶颈，在每一代线粒体都要通过瓶颈。可能有一万个肝细胞，但如果卵母细胞只含有少数，它们会经历漂移。



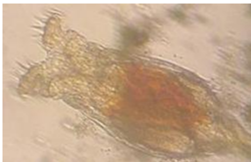
可以想象这是**概率性** stochasticity 在推动齿轮，有杠杆可以前进，但不能退后。大写字母是有益的基因，小写字母是突变；Muller 齿轮接掌这种群，刚开始时，有害突变通过漂移取代一个基因；然后是两个，三个，四个，五个等等，从少至多，由负荷最少的基因型所携带的有害突变的数目（也就是种群中有最少有害突变的类型）在增加，适应度在下降。

这不会发生在有性生殖种群，不会发生在无限的无性生殖种群。无限的无性生殖种群规模够大，总有一些个体是没有任何突变，它们将继续接管。但在有限的无性生殖种群中，Muller 齿轮会运作。重要的是细胞器 DNA 的 Muller 齿轮问题可以得到解决，例如，如线粒体有性别。有争论线粒体是否有性别。

在哺乳动物，细胞器 DNA 的突变可利用通过封闭卵母细胞的配子选择来解决问题。当雌性哺乳动物还是胚胎时，可能生产七百万卵母细胞，然后在月经开始之前杀掉大多数，原来之一是它们舍弃线粒体可能已经积聚的突变。

蛭形轮虫这些古代无性生殖生物又如何？确实有两种可能性。其一是它们可尝试和安排他们的生理，以扩大任何突变的效果。有人提出这假说，我觉得难以置信，但外界是有这项假说。

若任何突变的严重程度足以杀死突变所在的一切，突变没有机会积累。有害而不致命的突变才可以积累。逻辑上这是可能，但我觉得在生物学是难以置信。或者它们可以始终维持着非常大的种群，漂移不成问题。大多数古老的无性生殖事物至少都有庞大的种群，不是无限，但肯定是庞大。



蛭形轮虫 bdelloid rotifer 有办法逃脱这些问题。采下一些苔藓，用盖子封好，有些蛭形轮虫会走出来，地球每一角落都有踪影。尽管它避开了突变的问题，我们不知道它是如何处理病原体和寄生虫。



在性的演化背景中理解共同演化这概念，寄生虫是主要方法。红色女皇是什么一回事？《爱丽丝镜中奇缘》中，爱丽丝如在梦中，在棋盘上努力向前走八步，就可以升级为皇后。红色女皇来到，并说：「爱丽丝，在这场游戏中，你要尽量跑得快，才可以留在原地。」

因此，这被称为红色皇后假说：在演化中，生物尽可能快速演化，但其实没有增加适应度，也没有减少其长期灭绝的可能性，因为寄生虫和病原体在环境中共同演化，并驾齐驱。这被称为红色皇后，传达的意思是在共同演化的军备竞赛，必须尽可能跑得快，才可能停留在同一地方。



这需要宿主有抗体的遗传变异；病原体有致病的遗传变异。可以看到水蚤和它的寄生虫，可以看到作物和它们的病原体。有一些已被彻底研究的体系似乎可以证实这假说，这是一些数据。

受感染的百份比 / 大水蚤複製本 / 寄生蟲

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
A	100	0	0	11	89	0	89	0	11
B	11	33	11	0	0	11	11	22	0
C	0	13	11	11	11	22	0	33	0
D	0	0	11	22	0	0	0	0	0
E	0	0	11	0	0	0	0	0	0
F	0	11	11	0	0	0	0	11	0
G	0	0	0	33	0	0	13	0	11
H	0	11	22	22	0	11	11	67	38
I	13	22	22	0	13	0	0	11	13

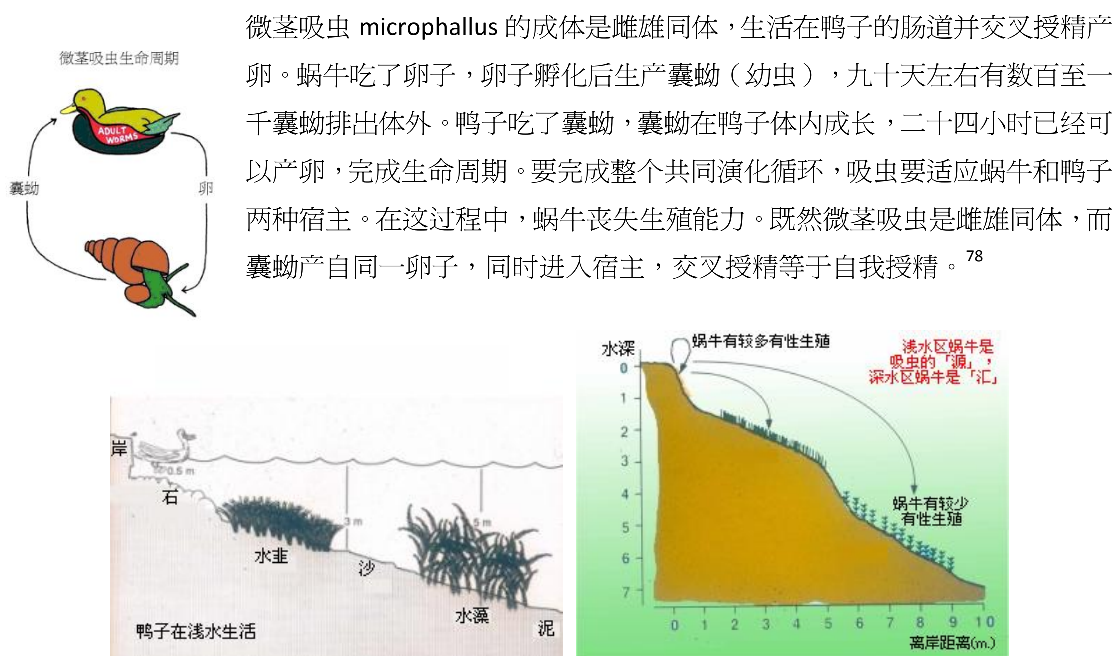
这是其中一例，复杂的表格。希望你能够解读这样的东西。这里有九个从湖水分离得出的水蚤复制本，从每个复制本抽出寄生虫。寄生虫是巴氏杆菌，感染水蚤的体腔和阉割水蚤。寄生虫往往阉割宿主。

这些数字是感染的百分比。可以看到，例如，这巴氏杆菌菌株有不赖的能力感染宿主，但感染其他水蚤复制本的能力很糟糕；在 E 和 G 做得相当不错，但在 B, C, F 和做得很差劲。另一种说法是：「寄生虫在那里做得好？」答案：只是在一些复制本。

再问：「水蚤是如何对待寄生虫？」在这一列可以看到，D 型实际上对任何外界的东西有很强的抵抗力，在最坏的情况会受到从复制本 G 走出来的寄生虫侵袭。从这些数据可以总结自然种群中，抗体是有遗传变异，毒性是有遗传变异。

这些寄生虫是以抗性来选择宿主。宿主以寄生虫的毒性来选择，但寄生虫必须保持在不同宿主之间走来走去。寄生虫的选择是以日数计算，随着有抗体的宿主增加频率，某一寄生虫的病发率下降。要维持有「性」，就是需要这些。因此，这看起来很有道理。

大自然还有一个例子已被详细研究，这就是在新西兰南岛一个美丽湖泊，生活在蜗牛和鸭子的蠕虫。研究这东西的科学家，来到世上最美丽的地方，穿上潜水衣，潜入寒冷的水里，研究这些东西。科学家的行为是难以解释。



微茎吸虫 microphallus 的成体是雌雄同体，生活在鸭子的肠道并交叉授精产卵。蜗牛吃了卵子，卵子孵化后生产囊蚴（幼虫），九十天左右有数百至一千囊蚴排出体外。鸭子吃了囊蚴，囊蚴在鸭子体内成长，二十四小时已经可以产卵，完成生命周期。要完成整个共同演化循环，吸虫要适应蜗牛和鸭子两种宿主。在这过程中，蜗牛丧失生殖能力。既然微茎吸虫是雌雄同体，而囊蚴产自同一卵子，同时进入宿主，交叉授精等于自我授精。[78]

新西兰湖泊就是这情况。鸭子在浅水区生活，吸虫囊蚴从鸭子体内排出来，感染蜗牛。它们只能在浅水区完成这循环，因为鸭子不会潜深水吃蜗牛。

从蜗牛体内走出去进入深水区的吸虫是来自一个「源」；它们进入深水区的「汇」，变得对蜗牛不适应，跟不上蜗牛在这里的演化，因为几乎进入蜗牛的东西都是适应浅水区。因此，浅水区的蜗牛有较多有性生殖，深水区则较少。而这是非常短的离岸距离，也许只是 20 或 30 公尺。唯一的区别是水深，以及循环是否完整。当循环被打破，寄生虫无法完成其有性生殖的生命周期，它在军备竞赛中输给蜗牛。蜗牛不需要有性生殖。无性生殖接管，并在种群中扩散。

有性生殖的优势

无性生殖很少有双重优势。通常在动物中这是有点困难，例如无性生殖的昆虫，生殖力只是有性生育昆虫的 2/3。无性生殖的植物无需授粉，较占优势，生殖力是有性生殖植物两倍以上。周期性孤雌生殖的生物有水蚤，一些蚜虫，一些甲虫；有一系列的无性生殖世代，然后跟着有一个有性生殖世代；分析这些生物，结论是不需要很多有性生殖，但需要一点点。每隔十至一百世代可以有一个有性生殖的世代，几乎等同每一世代都是有性生殖一样有效。

[78] 這一段參考 http://www.indiana.edu/~curtweb/Research/About%20Microphallus.html 修改原文不詳盡的資料。

在哺乳动物和鸟类，有性生殖没有成本，因为不可能有无性生殖，这是因为早期发育需要来自父母双方的基因以相辅相成的方式激活。当胚胎还是非常细小，只有几个细胞，就必须有父亲的某些基因激活，然后是母亲的某些基因，然后是父亲的某些基因，然后是母亲的某些基因；必然要是这样的连续方式，否则不会有发育。

这意味着无性生殖变得不可能。整个发育序列只靠母亲的基因已可以完成，无性生殖才可能发挥作用。显然以前有一个演化的军备竞赛过程，可能涉及解决冲突，导致鸟类和哺乳动物现有的发育。

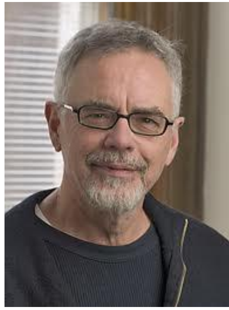
这有点儿讽刺。有性生殖有这么多优势，很难解释无性生殖。这些蛭形轮虫是如何生存？我们可以容易理解无性生殖为何一再发生和扩散，扩散可以快如破竹；短期成本低，长期成本高。长期成本就是病菌和寄生虫，即使可以解决突变驱动 Muller 齿轮的问题。如看看生命之树，可以看到无性生殖类型在枝干上方，它们的祖先在枝干下方，是有性生殖。

大多数无性生殖类型不是太古老，通常是在五万至十万年之间，有极少数比这更老。似乎这些力量长期以来已迎头赶上，比对它们赶尽杀绝有性生殖类型，它们赶尽杀绝无性生殖类型更为迅速和普遍。

对重组有很好的个体选择解释，无需提出组群选择或物种选择。有很多解释。似乎相当普遍的是补修、突变、寄生虫。这些肯定可以由实验证实。我们不明白古代无性生殖生物是如何存活下来，这是悬而未决的问题。有性生殖有一些非常重要的宏演化的后果。

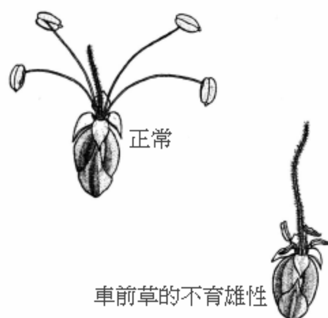
也许最引人注目的是物种的存在。如果没有有性生殖，大自然不会有称之为物种的东西。相反只会有复制本不断分裂，不断填补生物形态的空间。有性生殖做到的，是集合多个种群，导致它们的基因组共同适应，分隔各样互有关连的物种。另一是无性生殖的发育系统分布。这是在生命树枝干之上，不是主干。下一课讨论遗传冲突。这在有性生殖比无性生殖更容易发生。

第十讲：基因组冲突



今天谈论演化冲突，这是演化生物学与其他学科以有趣方式接触的范畴，包括人文科学。我今天早上看了《自然》有评论关于 Robert Trivers 生平的舞台剧，这是他的照片。剧情是有关这位受困扰的年轻哈佛天才提出利益冲突和诸如此类东西的概念。演员在舞台演示年轻的 Trivers 如何受折磨，抽大麻和类似的东西，而他的伟大意念不为哈佛教员认同，终于很厌恶地放弃，去了 Santa Cruz 遇上 Huey Newton 和黑豹党这些事情。一个男士在剧院后座偷笑，剧终后前向演员道贺，说：「你的演出维妙维肖。」他就是 Robert Trivers，现在是 Rutgers 大学的教授。

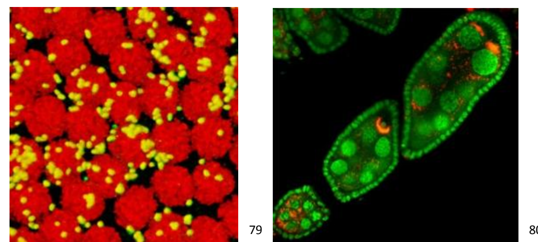
我们今天谈论有趣的东西。你要知道第一部分是有充分理由，有实证支持的科学实验，我提出的结论相当可靠。之后我会探讨一些猜测的东西，结论并不可靠，但非常有趣。先说清楚，当我从可靠转移到猜测，我会给出信号，不想大家们认为猜测的东西是刻在石头上。



多层次的选择和基因组冲突

先看看这些植物的花朵。这些是车前草的花朵。在草坪很容易挖出。世界各地常见这种莲座状植物，它有两种花：一种有雄性和雌性部分，另一种只有雌性部份，而不育雄性部份大大缩小，几乎不存在。演化的性别比例理论告知我们，事实上从核基因的观念来看，性别比例最好是 50:50；雌雄功能各 50%。

然而，眼前这生物明显破坏了这 50:50 的性别比例，只孕育雌性。原来控制这形态开关的基因是在**细胞器** cell organelles，不是在**核基因组** nuclear genome。细胞内的细胞器含有的基因，无论是线粒体或叶绿素，只能通过雌性功能进入下一代，即是通过卵子，不是通过花粉传播。基因把它们占据的生物转变为纯粹雌性，是符合它们的利益。从植物的外部形态可以看到是何等引人注目。



（左图）果蝇卵巢细胞被 Wolbachia 细胞质细菌（黄色）感染

（右图）果蝇生殖细胞被 Wolbachia 细胞质细菌（红色）感染

---

[79] http://www.cosmosmagazine.com/news/1556/bacteria-generous-with-their-genes

[80] http://microbewiki.kenyon.edu/images/e/e0/Confocal2.jpg

当昆虫和甲壳类动物感染沃尔巴克氏体 Wolbachia 细胞质细菌，也有同样的过程。沃尔巴克氏体细胞质细菌为了本身的好处，只发生在雌性，因为它们只能通过卵子进入下一代，不能利用精子。沃尔巴克氏体把身处的生物变得雌性化，在某些情况下会杀死雄性，使不能发育雄性后代。这些情况出现有利益冲突，因为在两个不同层面有选择：在整个生物的层面，以及在细胞之内的细胞质细胞器。

讲座最后二十分钟讨论我们自己的基因组，看到有趣的事情。无论是通过阶层选择或信息传输的不对称，如果有潜力可能产生演化冲突，就可以看到即使在原则上我们不是你心目中稳定的整体。

这和人类景况有何相干？深入看看基因组：

「理解到基因组之内可能有冲突，或许最有意义的教训是哲理方面。我们见到即使在原则上，我们不是一些哲理学派希望我们是这模样：是稳定的整体。当我们面对痛苦的决定，当我们不能解释我们的决定，当**内心深处似乎爆发内战的痛楚**，也许这可能是一些安慰。

W.D. Hamilton

Hamilton 提出了**亲属选择** kin selection，写了很多有关演化冲突的文章。他很有诗意，喜欢俳句，尤其喜欢松尾芭蕉的名作《奥州小路》；松尾芭蕉是最伟大的日本俳句作家，是 Bill 的心头好。

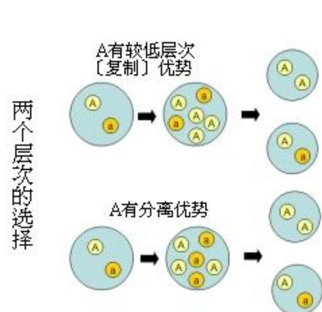
阶层选择

我们今天讨论的内容，有一些有趣的影响；内容大纲是**阶层选择** hierarchical selection 如何生成基因组冲突。先强调一点：有性生殖出现冲突的机会大于无性生殖。我会提到单亲传播细胞质基因组可能是解决冲突的方法。然后我会谈到哺乳动物的基因印迹以及亲代与子代冲突。



冲突可以在两种情况下出现。其一是俄罗斯娃娃的情况：多层次的阶层选择，一个选择过程是包含在另一个选择过程，例如减数分裂驱动器和癌症。

另一个情况是传输不对称，因而系统的不同遗传因素不遵循相同的传输途径。细胞质细胞器是典型例子：只能通过母系，不能过通过父系。核基因是通过父系和母系继承。细胞质细胞器有明显不同的继承方式。



想到两个层次的选择，事实上有两件事可能发生。例如，这里一个大物体包含着两个基因实体。如果 A 在较低层次有复制优势，就可以只建立更多本身的副本，然后在这个大物体分裂和繁殖时，它最终会有较多副本，因为在这阶段它繁殖得更快。

想想酵母菌的小菌落突变体，这是线粒体突变，作用是删除线粒体基因组的一大块 DNA，使线粒体基因组可以复制得更快。

当然，如果拿走一大块线粒体基因组，线粒体不能充份为存活所在的细胞生产很好的能源。线粒体取得个别优势，但损害存活所在细胞的利益。事情就是删除了 DNA 的线粒体可以复制得更快，在较低层次建立复制的优势。

两个层次选择另一可能是有分离的优势。在较低层次，每类型的副本数目相同，但在形成的过程中，例如形成配子，在任何复制过程中，不论是有丝分裂或减数分裂，如果有分离优势，其中的一个会进入较多副本。数目相同，然后只是在生产新细胞的过程中取得优势。想想减数分裂驱动器，这是分离优势的典型范例。

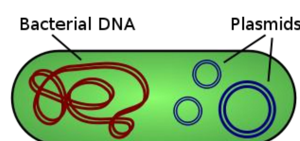
酵母菌的小菌落突变体，基本上是线粒体基因组有缺失，使得较短基因组复制速度更快，在细胞中建立较大的种群。然而，在较高层次有劣势，这就是新陈代谢有缺陷。结果是细胞谱系灭绝。在实验室研究酵母：研究一代又一代的酵母菌大种群，这些小菌落突变不断出现，蔓延，然后消失。它们在较低层次有复制的优势，但对包含着它们的细胞有很高成本，它们就会消失。这和癌症几乎完全一样。

在无性生殖裔系，原则上唯一的可能冲突是包含在一个选择过程中的另一个选择过程；如较低层次的反应不同于较高层次的反应，就可能有冲突；较低层次的好事是较高层次的坏事。小菌落突变是很好的例子。

没有横向水平传输，因为没有有性生殖。两个独立裔系没有接触和混合，世世代代各自分开。因此，较低层次的反应不能逃离较高层次反应的命运。如有重大冲突，重大成本，裔系会灭亡。，这是推动无性生殖灭绝的一些事情。

在有性生殖的裔系，有性生殖造成核基因组的遗传变异，有可能创造机会让非染色体的遗传成分改变宿主；特别有趣的是它在细菌中就是这样。在有性交配时，有一些机制形式上类似病原体传播；你咳嗽时放出病毒感染室友，这是因为基因组从你的身体横移到另一生物，在那里繁殖；这些事情有性生殖中有很多机会发生，从一个细菌到另一个；当然在我们这样的生物也是如此，从一个生物到另一个生物。

有性生殖的成本，一项是可能创造基因组之间的冲突。这不是直接指出如淋病和梅毒这些性病，而是遗传元素可能影响其他细胞的基因组。



举例来说，细菌**质粒** plasmid 和染色体可能有冲突。谈谈细菌基因的一些背景。细菌通常含有质粒，这些东西是小圆形遗传分子，生活在细菌胞浆，可以想象质粒是基因寄生虫。其余的细菌基因组是一个大型的单一环状染色体，黏附在细菌的细胞壁。想象细菌是一个气球，有一根圆形橡胶圈黏附在细胞壁，在气球中漂浮着许多更小型的质粒，质粒含有染色体 DNA 和质粒 DNA，但即使没有染色体 DNA，也可以自我复制。[81]

---

[81] http://learnsomescience.com/microbiology/dna-organization-in-prokaryotes-and-eukaryotes/，這一段部份內容參考網頁修改。

质粒常常含有对抗生素耐药基因的细菌元素，当抗生素存在时发挥作用。其他质粒会制造有毒性的解毒剂系统，令宿主细胞对质粒的存活上瘾。它们所做的就是保护本身的细胞，产生化学物质以破坏不含质粒的细胞。

这是一般原则。如制造长距离毒药和短距离解药，可以保护身处的环境和破坏竞争。任何没有透过质粒取得解药剂的细菌细胞，只会得到毒药并因而死亡。这改变了较高层次的选择动态，这质粒会在种群中蔓延。

从某种意义上说，与此近似的是**偏分离（不等数分离）**segregation distortion。有一种基因首次在小鼠中发现，这很重要；这只是发育生物学的随机意外，这偏分离恰好导致老鼠有短尾巴。这只是多效作用的一个意外。这基因影响小鼠的偏分离和尾巴长短。可以想象影响尾巴这事实只是一个印记，有点像有一个报告基因。简化有关情况，只考虑两个等位基因。有一个 t 和一个正常的等位基因称之为+。在染色体同一位置有这基因的两个版本。如果有特合子 tt，这会是致命或不育。如这是唯一发生的事情，你永远不会看到，它会很快死去。

如小鼠有带 t 和+的杂合子，小鼠生产 90 到 100%含 t 的精子。这又是利用长距离毒药和短距离解毒系统。小鼠睾丸有制造精子的细胞，一些有 t，一些没有；有 t 的精子制造毒药，这会杀死没有 t 的精子。两种精子都在睾丸比邻而居，带 t 的精子也制造解毒剂，但只在本身精子内有效。就是这样在睾丸内消灭了竞争，最终生产 90 至 100%含 t 的精子。

因此在配子层面有层次的选择。直至双倍体个体的层次有含 t 或不含 t 的选择，因为在这层次 tt 纯合子要么是致命，要么是不育。

如 tt 纯合子没有死亡，它们的适应能力有小规模，低于致命的减少；如这部分不成立，t 就会蔓延，最终蔓延至整个种群，人人都得到解药，再没有任何分离偏差，一切恢复正常。如果是这样的话，一旦 t 接管种群，就没有更多的分离偏差。

这引伸出有趣的可能性：大多数物种以前可能有分离偏差，只是到了现在不再可以观察，因为偏差已经固定。事实上是没有任何简单方法可以检测。可能从例如减数分裂公平性这些历史会看到这方面的痕迹，但不能轻易找到遗传或生化的证明，指出我们本身的基因组有偏分离因子。很可能我们是有的，但我们不知道。

细胞核和细胞质之间的冲突又是什么一回事？任何复制速度更快的细胞质基因组都有分离优势，因为没有任何减数分裂的机制可以保证细胞器公平分离。染色体是由纺锤体控制。它们在细胞中央的细胞板排列，制造两个副本。纺锤体抓住一个副本，向这一方拉扯，另一个副本向这一方拉动。这是很公平，正好是 50:50。

细胞器在漂浮。当细胞分裂时，细胞器不黏附纺锤体；如果它们可以制造更多本身的副本，就有更好机会进入分裂中的细胞。

如细胞质基因组有双亲遗传，这意味着在同一细胞质 cytoplasm 有不同基因，互无关系的线粒体 mitochondria；也有不同基因，互无关系的叶绿素。其后果将会是冲突，表现为一种细胞器癌症。如只是从父母一方取得细胞质基因组，它们很可能是相同的基因型；在过去有任何这样的过程将会保证只剩下在父或母一方，因此彼此没有冲突。事实上，大家都只能含有来自母亲的线粒体。人类有来自父亲的线粒体是极为罕见；只有十亿分之一的机会。

冲突发生在一些悠久的细胞层面情景。在未谈论冲突导致人类的生殖问题之前，先要强调这关于演化的看法听来不是全是追求全是最好，各适其适的美妙世界。关于演化的看法是冲突不断，在某些情况下从来没有解决，这意味着在某些情况下，双方都持续付出代价。这是完全不同的方式看世界。如果要从人类条件的演化观得出一些简单要点，稍后会看到其中一点是有些长期冲突可能从未解决。



[82]

生殖的问题

哺乳动物的母亲和胎儿有冲突：母亲应对胎儿投入多少。这冲突的症状是妊娠毒血症（胎盘血管发育不良，未能取得足够血液输入）和糖尿病。父亲和母亲为了母系供养有冲突，这些都与发育基因的遗传印记有关，婴儿大脑有表达演化冲突导致细胞内的干扰和拉扯，有认为这是与精神病有关。这是基础稳固的科学和猜测的分别。这些事情发生的场地就是胎盘和子宫以及发育中的大脑。这是概念的序列，以下是知识简史。

亲代子代冲突

1961，62 年，Bill Hamilton 想到**亲缘选择** kin selection，认为基因可以增加适应度，或是通过自我躯体的作用，或是影响为了改变亲缘生殖成功的行动，而基因可能已在亲缘中存在。然后，Bob Trivers 把 Bill 的设想发展为亲代与子代的冲突。我已多次提到亲代与子代的冲突；情况是这样的。

母亲与所有她的后代有 50%的关系，她有兴趣确保每后裔都有平等机会，因而有孙子一代。把观点切换到后代的立场：它与本身有 100%的关系，与全同胞有 50%的关系，与半同胞只有 25%。从主角后代基因的观点来看，它希望独霸母亲对潜在同胞的投入，直至本身孙一代的概率是完全匹配其他同胞孙一代的概率乘以关系的程度。如物种是雌雄各一，将会是全同胞 full-sib；如物种是一雄多雌，一雌多雄，将会是半同胞 half-sib。这就是 Bob 的见解。

[82] http://www.consumerreports.org/health/conditions-and-treatments/preeclampsia/what-is-it.htm

Bill 因为亲缘选择获颁 Crawford 奖，这是演化生物学的诺贝尔奖；Bob 也因为亲代和子代冲突而获奖。奖金大概是六，七千美元；和诺贝尔奖一样，都是在瑞典在斯德哥尔摩颁奖。这些概念被认为是伟大，重要的思想。

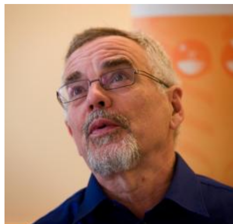
David Haig 拾起 Bob 的想法，他说：「不仅是亲一代和子一代才有冲突。」这冲突是通过怀孕时有印记的基因。父母之间也有冲突，冲突是为了母亲应投入婴儿和婴儿从母亲拿走的数量多少。

如父亲把基因放入婴儿，该基因从母亲提取的数量是多于母亲愿意供给，父亲直至某一点是取得优势。这不是绝对，只是说投入有一个范围，多给予婴儿是不利母亲，但对父亲有利。这是由基因组印记协调。

简史最后一章是 Bernie Crespi 和 Chris Badcock。David Haig 认定怀孕期间的冲突可能多是由基因协调，这些基因是在胎儿和胎盘中互动；Crespi 和 Badcock 想到把这冲突延伸到哺乳期，在孩子断奶之前；冲突表达在婴儿大脑的基因。这样的拉拉扯扯是处于演化平衡；如这被干扰，Crespi 和 Badcock 认为导致心理病。



Bill Hamilton 死于 2000 年，他试图在刚果找到艾滋病源头，他去了 North Kivu，看看能否找到与 1950 年代后期脊髓灰质炎疫苗中 DNA 匹配的黑猩猩 DNA。当时有假设艾滋病毒是通过小儿麻痹症疫苗进入人类。这被证明是错的。但 Bill 在旅程之后死去。

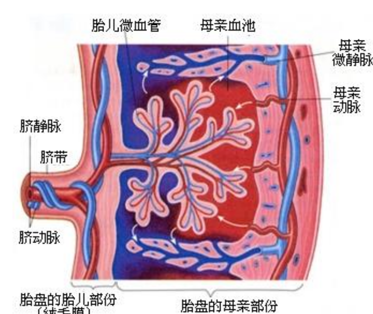
Bob Trivers 现在是 Rutgers 大学的教授。1969-71 年，他是哈佛大学研究生，想到亲代与子代冲突的假说。David Haig 现在是哈佛大学教授，他观察到雄性和雌性生殖细胞的差异印记与胚胎控制生长之间有很有趣的联系。Bernie Crespi 在加拿大温哥华的 Simon Fraser 大学，Chris Badcock 在伦敦政治经济学院。以上几位想到在人类表达的演化冲突这些概念。

前天晚上电视台有一条本地新闻，Jacob Lykke 刚发表了**先兆子痫** preeclampsia 的研究，进一步解释耶鲁大学医学院的研究，揭示重要的妊娠并发症后果；有先兆子痫的妇女日后的健康更糟糕。这是延续了这想法。耶鲁医学院妇产科已经留意这些东西。

好了，让我们看看逻辑。母亲和胎儿之间对母亲供给的冲突基本上是这样：胎儿被选中，是要提取多于被选中母亲所供给。胎儿与本身的关系是 100%。母亲与每一个后代有 50%的关系。胎儿

希望从母亲取得更多。母亲想收回一些，让每一个后代得到同样份量。胎儿的方法是利用胎盘组织，向母亲分泌荷尔蒙来操控她的新陈代谢。

胎儿也会利用形态的方法。胎盘的胚胎组织粗暴侵入母亲的组织，与母亲的血液循环建立更紧密的联系。看看胎盘细胞的起源，那里有冲突的形态故事。母亲经历的症状是高血压和与怀孕有关的糖尿病，尤其当这有点儿失去平衡时就会发生。子宫内的婴儿想从妈妈获得更多，可以做两件事。可以提高她的血压，迫使更多营养物质穿过胎盘屏障，也可以控制她的新陈代谢，因此有更多血糖。过量的话，母亲就会生病。



胎盘的胎儿部分可以看到入侵性血管。营养交流在母亲的部分发生。

背后的演化逻辑是这样的：看看父母之间的冲突，如果有其他父亲，这父亲与这母亲的后代没有关系。顺便说一句，我准备提出的一系列声明，听起来像人类从事绝对离谱的道德实践。这些逻辑不是必然在目前的演化过程中，在目前的人类人口见到，因为可以证明在小鼠有这些影响，而我们和小鼠约六千万年前是有共同祖先。在小鼠和绵羊和人类发现的许多机器是共享的，很可能与很久以前哺乳动物祖先的一雄多雌制有关，或是没有一雄一雌制，或许这可能依然继续。

雄性和雌性的生殖可能性是不对称的。父亲的生殖成功取决于他的成功交配。母亲的生殖成功取决于她个人能够承受多少后代。说得粗鲁，男生可以和其他女生生育几个子女，而她只能处理这一个。



这位摩门教徒是一夫多妻制。他有两个妻子。同一房的男孩与女孩的关系是 50%，与另一房子女的关系是 25%。记住这情景。诸如此类的事情正在推动选择模式，在今天的人类社会很少见，在以往可能较普遍。

这和**印记** imprinting 在什么关系？印记又是什么？印记是基因**甲基化** methylating 的进程；为基因添上印记，即是关闭基因；如基因甲基化，就不会被转录。在若干情况印记是有用的，是在发育时控制细胞命运的表观遗传机制。

今天谈论的印记是特殊的一种，是性的差异印记，在躯体发育以决定细胞是否变成肝细胞或脑细胞时不会发生，这是发生在父母的生殖细胞，刚好在生产配子之前。要点是父亲为某些基因添上印记，把它们关闭，而母亲为另一些基因添上印记，把它们关闭。

在生殖细胞中已有印记的基因，不会在胚胎表达，然后这些基因在成体的生殖细胞中重新编序。成体可以是雄性或雌性。当下一代制造配子时，不会按照婴儿时的印记模式制造，而是按照符合本身性别的印记模式。

事情是这样的：父亲关闭的基因是下调胚胎的生长，母亲关闭的基因是上调胚胎的生长；这是双重否定，因为父亲关闭的东西是为了母亲的利益，而母亲关闭的东西是为了父亲的利益。但结果是父亲试图编程胚胎提取超过母亲准备给予，而母亲是在抵抗。

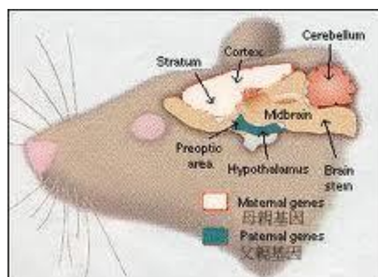
当平衡受到扰乱，才能看到这回事。有几个方法可以扰乱平衡。可以通过基因改造小鼠，所选择扰乱平衡的基因就是作出印记的基因。如突变或删除这个基因，观察结果，其效果大约是出生体重或加或减 10%。

如母亲基因没有发挥作用，只有父亲的利益得到表达，胚胎体重增加约 10%；反过来的话，胚胎体重减轻约 10%。这情景也有事实支持：观察体内的所有基因，只有约 100 或 200 个是有印记。只有少数是在母亲和父亲有不同印记，而这些正好大多是控制胚胎的生长。

这是非常特殊的一套基因，显然是关乎胚胎生长的特别功能，而不是身体内基因所做的数百万其他事情。到此为止，可以利用小鼠做操纵实验，也有利用羊，情景都是一样。



以下是猜测的部份。重点是胎盘，胎盘的细小偏差对儿童或母亲有好处。大偏差对两者都是成本昂贵。正常情况可能是会有小偏差。印记模式受到真正破坏，失去平衡，才会有大偏差和疾病；想象拔河比赛，一方输了。



其余的基因在哪里？在大脑。这是性别差异的印记基因，在母亲和父亲有不同的印记，不会控制胚胎生长或在胎盘中表达，而是在大脑表达。

这是 Crespi 和 Badcock 的想法。偏向父系的基因表达，结果应当是比较自私的后代，应该是尝试向母亲争取更多，应该是通过婴儿的行为，而不是通过胚胎的生理。偏向母系的基因表达，结果应该是听话的后代，让母亲放松和为下一位婴儿储存营养。

我们不能一如敲除小鼠基因那样对人类实验。Crespi 和 Badcock 所做的，是检视神经基因症候群，单一个基因的效应，以及特发性精神疾病，看看大脑的拔河比赛受到干扰时发生什么事。

David Haig 在 Bernie 之前已经留意到这可能最明显的观察：15 号染色体的印记基因，在大脑中表达：如母系副本被删除或修改，会有一种症候群，父系副本只印记在大脑中，不是印记在身体其他部位。如同一基因的父系副本被删除，母系副本被印记，会有另一种症候群。



母系副本被删除，父亲利益过度表达会有天使人[83]症候群（Angelman syndrome）。天使人症候群婴儿有长期哺乳，经常啼哭，语言和行动发育迟钝和不协调的病征。患病孩子笑咪咪，不能集中精神，过度活跃和不愿睡觉，是很难管教的儿童，有很高的自闭症比率(40-80%)。身体特征：头部细小，脑电波不正常，斜视等等。[84]



母亲利益过度表达会有小胖威利症（Prader-Willi syndrome）。患病婴儿不愿进食，哭声微弱，不活跃或昏昏欲睡。一岁至开始饮食过度，导致痴肥。智商低，性腺发育不良。婴儿和小孩时期没有行为问题，成年人精神病比率高（30-70%）。脸庞有特征：窄面，前额窄，杏仁眼，轻度斜视，薄上唇，嘴角下垂。[85]

Crespi 和 Badcock 建议，如胚胎发育时，大脑有不平衡偏向父系表达印记基因，婴儿的出生体重较重，大脑较大，成长较快，母亲付出较多。母亲付出的代价是因为自私，以自我为中心的认知和行为；母亲和儿童都承受不同程度自闭症的任何坏影响的代价。

如母亲的利益过度表达，胚胎发育时，出生体重较轻，大脑较小，单侧脑区较小；成长较慢。对母亲的好处是儿童更容易照顾。后代有精神分裂行为的代价。精神分裂行为最终也是母亲的代价。

看看几种疾病简介。



自闭症

偏向父系表达的印记基因的效果。胎儿发育：出生体重可能较重，大脑较大和较为侧化，发育较快。子女自私，以自我为中心的认知和行为从母亲取得利益，母亲有代价。因为自闭症谱系表现型的负面方面，最终母亲和子女都有代价。[86]

---

83 譯註：天使人症候，不是形容患病兒童笑咪咪。這症候首先由英國兒科醫生 Harry Angelman 在 1965 年發現，因而命名。

84 http://www.angelmanforum.org/。內容根據 http://www.angelmanforum.org/viewtopic.php?t=116 修改。

85 圖片：http://www.aafp.org/afp/2005/0901/p827.html。部份內容根據 http://www.med.umich.edu/yourchild/topics/praders.htm 改寫。

86 http://c2.api.ning.com/files/2xOXvKfSQf*JE5w6FQ*DYCu5Y1-ZhBqa8pslYGYqASC2jSLwkbO6*H0DUPh7DcgZkH9CjXEf0ZX3y5srwtyak-5TTGTU4yr*/autism.jpg



诗人 Sylvia Plath 是精神病患者，后来自杀了。**精神病**是偏向母系表达的印记基因的效果。胎儿发育：出生体重较轻，大脑较小和较小侧化，发育较慢。母亲因为正向分裂型认知和行为而有得益，子女有代价。因为精神分裂风险增加和负向分裂型，最终母亲和子女都有代价。



自发性精神分裂症 [87]

出生体重轻，生长缓慢；头部／大脑体型小；语言能力优于视觉-空间能力；诵读困难症；基因基础与兴奋抑郁症，严重抑郁症和分裂症有重迭。[88]



自发性自闭症

出生体重较重或标准；身体发育较快，巨头畸形，高识字能力；视觉-空间能力优于语言能力，从中可得出白痴学者症候群。[89]

这是有关的证据。这不是实验，但可以从文献和很多研究总结：「如婴儿大脑过分表达父系利益，或过分表达母系利益，看来好像和预期的有相关。」

如利益冲突的演化和精神疾病的关系能够实际上成立，这是我所知道最重要的关系。这完全是出乎意料。从来没有人想到自闭症和精神分裂症的另一解释，是来自亲系选择以及亲代与子代的冲突。在六十，七十，八十和九十年代，当然这是完全没有料到。

提醒各位，以上谈到利益冲突的演化与精神病的关连全是猜测。实际上，这是目前相当激烈研究的题目。研究学报的年鉴多的是被事实杀掉的美丽构思，这一个很可能也是如此。我们必须耐心，看看会发生什么。我希望传达给大家的信息：大胆猜测在科学方面是有角色的，实际上也使整个过程非常有趣。

昨天我和 Bill Feldman 吃中饭，令我想到要做一件事。Bill 修读这课程，因为他是政治科学家，有兴趣知道演化学会怎样讨论政治。所以我希望大家记住研究基因组冲突得出的一些冲突决议。

要摆脱冲突，就要竞争要素的利益对称。可在宿主与病原体的关系做到这一点，就是把传输从横向转为纵向，这将减少其毒性。想想病原体要进入下一代，宿主必须能够存活。如它是纵向传播

[87] 「自发性」的意思是不明病因。
[88] 图片是电影剧照：《飞越疯人院／飞越杜鹃院》One Flew Over the Cuckoo's Nest (1975)
[89] 图片是电影剧照《雨人》Rainman (1988)

的寄生虫，这意味着可从父母传给后代。因此，父母必须存活，生育下一代，病原体才能心想事成。杀害父母不符合病原体的利益。另一方面，横向传播的病原体可以实际上有极高毒性；所有主要疾病是横向传播的病原体。

想想沃尔巴克氏体，这是一种细胞内共生菌。我提到这细菌把宿主变成雌性，它总是发生在雌性体内。有一些甲壳类动物已经解决了这问题。它们砍掉沃尔巴克氏体的性别决定基因，把这基因植入其中一个染色体；好啦，再没有冲突，因为整件事现在是纵向传播。

它们只是从细菌拿走有问题的因素，放进它们的核基因组，建立甲壳类动物的新性别染色体。它们让利益对称。然后两种基因元素有相同的纵向传播途径。

解决冲突的另一方法是抑制减数分裂驱动器，以惩罚犯规者。证据就是减数分裂的公平，抑制已经有颇长的历史。也可在人类层面把组群中互相竞争成员的生殖成功均质化。一夫一妻制可以做到。或是任何使个体成功取决于组群成功的手段。

提几个口头禅帮助大家记住这一点。水涨船高，同舟共济。基因要提高本身的生殖成功，唯一的方法可能是提高宿主生物的生殖成功，而基因不会关心这实际上是提高了同一基因组其他基因的生殖成功。基因不是互相竞争，事实上是互相合作，因为彼此同坐一条船；同舟共济是进入下一代的唯一途径。

还有这个趣闻轶事，实际上并不知道这是否直接引述。相传《独立宣言》于 1776 年 7 月 4 日在费城签署。富兰克林向签署各人说：「各位，我们必须同舟共济，否则就是分舟共挂了。」这只是帮助记忆，记住这原则；抑制冲突的方法，是产生情况让每人的成功是取决于合作伙伴。

这一课的教训：想象生物是多个复制层面的阶级，而天择同时可能在生物的所有层面发生。对带有减数分裂驱动器的细胞质细胞器来说，这一点尤其重要。

只在少数副本发生的复制单位，其复制和分离受到严格控制，例如细胞核和染色体基因这些事物，不容易引起基因组的冲突。但是，如这些单位发生在多个副本，而复制和分离不受严格控制，例如细胞质遗传因素这些事物，它们更容易引起基因组冲突。冲突在有性生殖生物比在无性生殖生物更容易演化和发生。

第十一讲：生命史演化

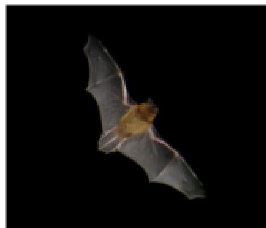
今天要谈生命史演化。生命史演化处理一些重大问题，解释为何生物有大有小，为何早熟或迟熟，为何很少或很多后代，为何有长寿有短命。

生命史演化，是分析所有适应度因素的演化，所有不同东西结合起来导致终身生育成功，并因而可以想象生物的设计是生态问题的演化答案。根本上这是演化与生态的介面，科学家研究如何解释表现型的演化，而不是基因演化。这其实是关注生物大规模特点的设计，当然也把问题带回到我们自身。为何人类寿命大概是八十年？为何出生时体重约三公斤等等？我们是配合这些问题的矩阵。



有一些世界纪录。最大的婴孩是蓝鲸，十二吨。有意思的是它在六个月内长成六十吨。真像吹气的。蓝鲸母亲和其他鲸鱼母亲的乳房肌肉就像抽水机，真的是把乳汁泵送给子女。婴儿不用吸吮，而是连接到水管。

蓝鲸妈妈是什么样的情况。她去到温暖的热带海域生下孩子，然后抚育直到孩子独立；在这期间蓝鲸妈妈没有进食。想象蓝鲸妈妈有多大，因为她的儿子有六十吨。也想象她在回到南极吃午餐之前是如何不爽。





什么是既定体重最大的东西？不是蓝鲸宝宝，而是蝙蝠的孪生婴儿，它们是哺乳动物体重最大的后代，蝙蝠妈妈实际上是带着它们飞行。鹬鸵的鸟蛋足有四百克。要是把鹬鸵送进 X 光机拍 X 光片，想象鸟蛋占了鹬鸵体腔约三分之二。这鸟蛋真大。

终其一生只有最少数的后代，在外间世界是要承受重大风险；实际上这是低于人类，这就是墨西哥蜣螂（粪金龟），一生只有四至五个后代。想想墨西哥蜣螂的生命是多么高危，这是非常特别。后代可能有一些会死去，只有四，五个后裔又如何指望能够存活？事实上，它得到良好的父母照顾，只有四，五个婴儿，但活得很好。



生育后代最利害的是兰花。兰花通常生产以万计种子，非常微小，能够孵化的唯一原因是得助于真菌助产士。兰花孵化取决于真菌，母亲不必把营养物质输给种子。她于是制造以万计的小种子。[90]

双壳贝纲和鳕鱼每次生殖也是有数万计的卵子。以上只是比较一些数字和广泛看看，比较生物学经常是这样。看看生命树，看到不同的事物如何过着各自的生活经历，就即时发觉问题多多。

看着这些东西，不禁质问：「为何事物有大有小？为何婴儿有多有少？什么原因造成所有这些多样性的演化？」



[91]

有最大的鲸鱼和最小的海豚。这是鲸鱼的辐射演化。可以看到自祖先以来，躯体大小已有相当大的变化。

生命史理论

在思想史中，生命史理论以及进化与行为生态学的其余部份的位置在这里。达尔文向我们表明，带着适应的天择和祖先承传可以解释很多事物；但直至 1900 年，遗传学仍然是一个问题。然后有了遗传学对这问题的回应，这是新达尔文合成学说，认为达尔文的论说与遗传学并行不悖。对遗传学的浓厚兴趣本身又引发回应：表现型在演化中的作用就是对新达尔文合成学说的回应。

表现型的回应已持续约四十年，分为〔自然〕**选择论** selectionist：表现型的设计是为了生殖成功，以及**发育论** developmental：表达基因变异有什么限制。其实表现型是为了生殖成功被天择所设计；在本身的生产过程中，它们本身也编辑基因变异。

[90] http://www.gointopotorchids.com/images/orchid-cluster2.jpg

[91] http://blogs.nationalgeographic.com/blogs/news/chiefeditor/whale-evolution-char.html

因此，生命史演化解释了表现型是为了生殖成功而设计那部份，集中在出生时的大小，生长速度，成熟时的年龄和大小，生殖投资，死亡率和寿命。生命史的演化，部份是关乎我们为什么变老和死亡。

二十多年讨论之后，可以得出这个简单的说明：导致生命演化是源于外在和内在因素的相互作用。

外在因素影响**分年龄** age-specific 的死亡率和生殖率，这涉及生态和很多系统发育的影响，但要点是如观察有那些事物影响生物改变死亡率和生殖，影响年龄和体型大小，就可以解释生命史的大部份。

但这还是不够。还有生物的内在因素，与概括为**性状 trait** 之间取舍的内在因素之间的相互作用。世上没有免费午餐。如改变演化过程的一件事，这改变的副产品将是另一性状的改变。即使因为改变一个性状而取得适应度，几乎不可避免这会导致其他一些性状的适应度下降，这些势力互相抵消。

看看内在因素，会发现有系统发育效应，发育效应，遗传效应，生理效应等等。在演化情况中的取舍，往往在概念上认为只是能量。如要从发育中抽走热能，才可以生殖和制造更多的孩子，下一年的生物体型会减少，也不能制造这么多孩子。这是取舍的标准生理故事，可能在其他许多方面发生。这是生理的故事。

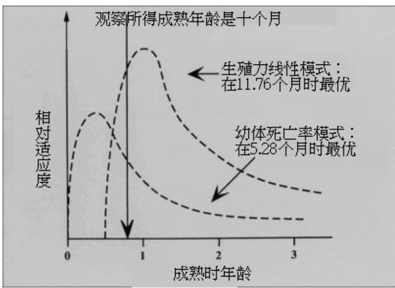
生命史理论给出标准陈述，这一般通用的陈述适用于鸟的窝数，寿命和许多其他东西。只是看看成熟时的年龄和体型。当利益与成本之间的正数差异是最大化，成熟时的年龄和体型才会是最优化。可以设想这差异的最大化只是在稳定的平衡点。这是简单，理论性的陈述，认为这物种各个体只有一个成熟年龄和体型大小，这是有点不现实。或许可以利用该分析来预测稳定平衡反应规范。以下是利用有反应规范的想法。

这概念很容易得出总结。无论面对任何问题，成熟时的年龄和体型大小就是适应度有最大的回报。从分析来看，问题是决定组合要引入什么东西，才能成功预测。要尽可能简单，因为这可能变得非常复杂；但要够现实才会成功。所以这是均衡的作为。

我会展示如何做到这一点。有四项假设就可以预测成熟时的年龄和体型大小。第一点：如第一次生育时年龄较大，后代有更好的存活率，质量更高。等待的原因之一是为了有更高质量的后代；等待的另一个原因，是开始生育之前活得较长久，体型就越大，就有更多后代；这对植物和鱼类特别重要。

然而，推迟成熟的这些优势，被较短的**世代时间** generation time 优势所抵消；要取得较短的世代时间，就要早熟。以例子说明世代时间缩短的好处。把一百美元投资在银行，银行支付复利，可能是每天一次，或每年一次。大家都明白道复利的好处。世代时间缩短就是银行较早支付利息，更快有孙子。

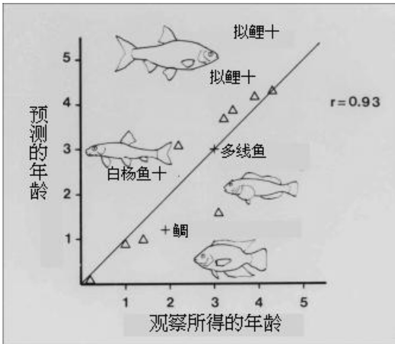
要量化取舍，就要考虑这些元素。延迟成熟，后代更高质量；较早成熟，有更多后代，有较短的世代时间，有更快的回报。若是种群处于演化均衡，这些优势和劣势应该平衡。看看是如何可能做得到。



在稳定种群中优化的例子：西方篱笆蜥蜴

这简单例子是利用西方篱笆蜥蜴的数据，图中可见这些曲线的升降。可以有一项假设：体型越大，更多子女；因此生育能力与体型呈线性增长，最佳成熟年龄约为十二个月。如假设推迟成熟，后代的质量更高；根据这模型的假设，可以预测其实它们应该是在六个月时成熟，而观察所得成熟年龄是十个月。

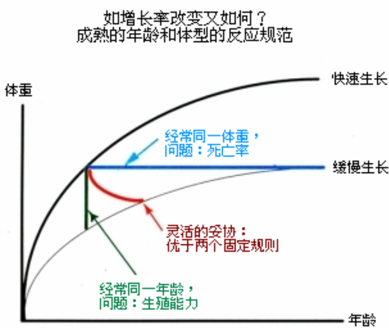
这说明这效应可能是重要，也许可以精确模拟。这数字提醒我们对什么做成优秀婴儿蜥蜴所知不多。有趣的是成熟的年龄有相当强烈的高峰；适应度的配置有非常接近一个数值的高峰。这意味着有很强的选择。



成熟年龄的数量化预测

这图片背后有一大堆数学的黑盒子。在生活在不同条件的鱼类品种中重复以上的观察：非洲维多利亚湖硬骨鱼纲的慈鲷，西雅图的多棘单线鱼，希腊的拟鲤，得出成长率和死亡率，以及一些取舍的估计。这种思维推论预测的成熟年龄与观察的成熟年龄吻合度有 0.93。

这样的想法捕捉的东西看来颇为反映大自然发生的事情。这样的结果不意味有正确答案。即使理由错误，也可以有正确答案，因为这仅仅是描述性的作法，不是操纵性的实验研究。稍后看看一项实验研究。



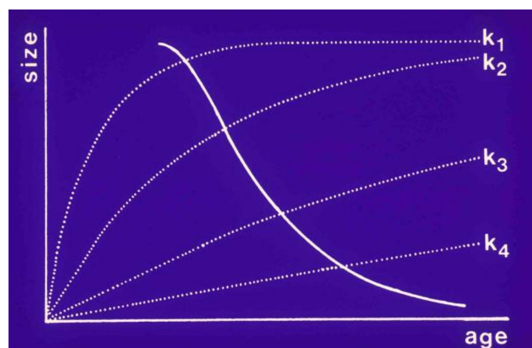
然而，这并不是故事的全部。以下延伸到不同生长速度的情况，介绍成熟时年龄和体型可以有反应规范的概念。有一些令人难以置信的笨蛋策略。

看看各种反应规范。快速生长：营养好，生长迅速，体重增加，体型长得大。生长缓慢：食物有限。

蓝色策略：非常简单，生物成熟时有同等体重。如生物生长迅速，成熟的年龄较早；如生长缓慢，而又坚持这规则，要等待很长时间才会成熟，问题是生物可能在成熟前已死亡。这策略有死亡的代价。

绿色策略：在良好的情况下，如生物总是在相同年龄时成熟，它活得不错；但在恶劣情况下，它的体型小，因此可能有较少孩子。这战略的问题是生殖能力；如情况是这样，就不会有许多婴儿。仅仅凭直觉可能认为红色策略是某种中间的妥协：当食物较少时，成熟时的年龄和体型都有改变。

事实上，这些事情是可以计算出来。

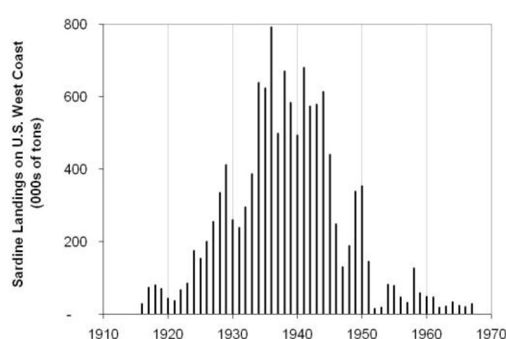


这是成熟时年龄(age)和体型(size)的最优反应。并不全都像这样。这是常见的一种，但在一些条件下这线条可能弯曲。在非常特殊的情况，有时曲线可能上升。这取决于很多东西。我不想过分复杂。要记住如演化已经平衡，是可以预测有弹性的灵活反应应该是怎样。图表的信息说明：如生活得好，应在年轻和大体型时成熟；生活条件不好时，应在大龄和小体型时成熟。

当尼罗河鲈鱼引入维多利亚湖时，那里之前没有任何尼罗河鲈鱼，它们疯了，在湖的四周大吃特吃；在这个过程中，可能有约二百个单色鲷物种被吃得精光。起初有很多食物，初始种群急剧增加，鲈鱼长到约六英尺长。尼罗河鲈鱼是大鱼。[92]



在 1976 至 1979 年，鲈鱼在湖中扩大地盘，吃掉了大部份猎物，没有那么多食物，它们生长不如从前，沿着这反应规范下滑，维多利亚湖尼罗河鲈鱼现在不再是六英尺长。还有渔民捕鱼，还有很多人卖尼罗河鲈鱼赚钱，但小得多了。这是可预见的事情。当种群密度改变，这些事情就会发生。



早在 1930 和 1940 年代，加州外海的沙丁鱼渔业兴盛。斯坦贝克为此写了多篇短篇小说。《制罐巷 *Cannery Row*》这本小说记述蒙特雷湾沙丁鱼的罐头工厂。到了 1950 年代，渔业崩溃，不是因为过度捕捞，而是由于小鱼成长的海洋条件改变了。渔业崩溃之前，沙丁鱼在较好的条件下诞生和生长，然后竞争对手都走了；没有其他的来到这里，因为小沙丁鱼被外海的恶劣条件赶尽杀绝。在渔业崩溃前，沙丁鱼的鱼获已经不足。之前，渔民捕捞的雌性沙丁鱼有一米长。当种群密度改变时，这些事情是可以预见的。图片是当年美国西岸的沙丁鱼渔获量。[93]

---

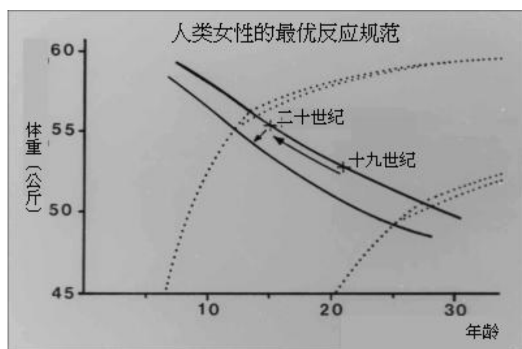
[92] http://www.african-angler.co.uk/africa-fishing-images/tim_nile_perch.jpg
[93] http://www.ethicurean.com/wp-content/uploads/2009/12/sardine-landings.jpg

成熟时年龄和体型的最优反应规范



多提一个例子。猛犸象灭绝是否因为天气恶劣或过度捕杀？Dan Fisher 是密歇根大学的古生物学家，从 Ann Arbor 外围的印第安原住民屠宰场搜集许多猛犸象骨骼。原住民惯常在屠宰猛犸象后，冬季时存放在湖中的冰下，不让其他食肉动物取得；Ann Arbor 附近有不少猛犸象骨骼。观察猛犸象的骨骼，可以知道猛犸象体型有多大和是否成熟，因为所有猛犸象成熟时，骨骼出现变化。

若是因为天气恶劣，它们生长缓慢；根据反应规范，它们成熟时应该是体型小和年纪较老。若是因为狩猎，就像加州的沙丁鱼，当种群密度下降，个体有更多食物，它们成熟时应该是体型大和较年轻。研究发现他们都还年轻和体型大，所以过度捕杀这假说是成立的，其中一些有箭头嵌入在肋骨。



这模型是人类女性的最优反应规范，在恶劣条件和良好条件的一些非常理论性的生长曲线。事实上，有数据显示女性成熟时年龄和体型是如何已经改变。19 世纪的数据是英格兰北部厌恶性工业工作的妇女，二十世纪数据是北美洲 Hutterite 殖民区的女性。

19世纪的妇女营养不良。20世纪的妇女营养良好。她们沿着反应规范向上走，成熟时体型较大和较年轻，大约有四年的差别。妇女有各种生理的计量，总体是一起移动。二十世纪的成熟期提早了大概四年。

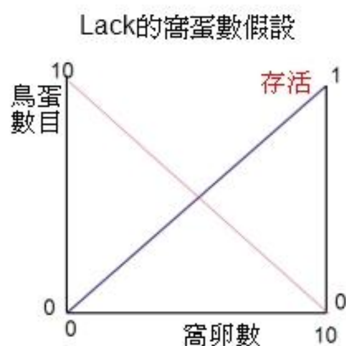
短线 a 说明另一重点。如现代医学能保持少年死亡率在现在的低水平，会进一步改变人类的成熟年龄，就是这样的转变。这可能需时五万至十万年。这是演化的基因反应；这是对较好营养的即时发育反应；这是对少年死亡率下降的演化遗传反应。整个反应准则在演化，会有上有下。这包含一套演化中的经验法则：如营养好，这样做；如营养不良，就这样做。这些东西在演化。

成熟后，第二个重要的生命史特点是应该有多少名婴儿，以及婴儿的体型应该是多大？成为有数以万计细小后代的兰花，或是只有一个大块头婴儿的鹬鸵？David Lack(1947)首先提出这概念，他或多或少创立有关加拉帕戈斯群岛达尔文雀鸟的概念。

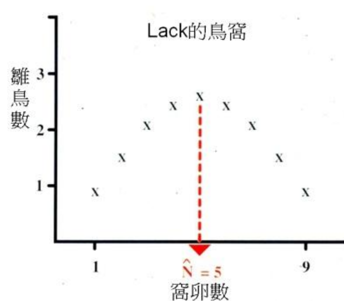
达尔文雀鸟概念，出现在 20 世纪中期。David Lack 前往加拉帕戈斯群岛研究鸟类，回来后写了一本书《达尔文雀鸟 *Darwin's Finches*》；在这之前是没有所谓达尔文雀鸟。这是达尔文到过这地方一百二十年之后。Lack 后来成为牛津大学 Edward Gray 研究院院长，如果你有兴趣研究鸟类生物学，又不是在耶鲁大学与 Rick Prum 共事，那是世上最佳鸟类研究所之一。

David 的概念：如雏鸟的生存机会是随着**窝卵数** clutch size 增加而减少，那么中位的鸟蛋数量会生产最多初生儿。背后的概念是这样的：太多孩子，将没有足够食物养活它们。每天只有这么多的时间。尽力而为可能养活十名婴儿，但只有五名就轻松得多。

我要指出他的细节有出错，但抓住了重点，那就是中度生殖投资的适应度往往是最大化，特别是一生中生殖不止一次的生物。不是一次就全做完，而是保留一些；如分散来做，实际上是做得更好。



利用 Lack 的想法建构一个简单模型：窝卵数越大，意味着鸟蛋数目增加，但存活减少；0-1 线是每枚鸟蛋的存活率。如只生一枚蛋，存活机会高；生十枚蛋就全死掉。



转换成公式，计算某一数目的鸟蛋会得出多少头雏鸟，得出这抛物线，意思是窝卵数增加，雏鸟数目是中度最优的抛物线形状。

$N_{雏鸟}=N_{鸟蛋}(1-cN_{鸟蛋})=N_{鸟蛋}-cN_{鸟蛋}{}^2$

$dN_{雏鸟}\ /\ dN_{鸟蛋}=1-2cN_{鸟蛋}=0=>N_{鸟蛋}=1/2c$

$c=0.1=>?,\ N_{鸟蛋}=5,\ N_{雏鸟}=2.5$

执行标准的基本微积分，一阶导数 first derivative 设置为 0，得出方程式这一点是 1/2C；如 C 是 0.1，鸟蛋的最优数目是 5，会得出 2.5 只雏鸟。当然不会有 2.5 头，这只是因为模型是连续，而鸟蛋数目是不连续。



如果是这样的情况：如鸟蛋数目是最优化，更多或更少的窝卵数的适应度较低。以一只鸟儿为例，她有她的主意，但鸟蛋比她的主意多了或是少了，她的适应度应是较低。她自然而然的才是最好的，一旦受到干扰，她的适应度会较低。

荷兰生态学家对荷兰的红隼做了一项相当可观的研究。红隼是食雀鹰，有几年的

寿命。荷兰生态学家长期追踪，计算它们的孙子数目，足足追踪了三代。

结果			
	减少	对照组	增加
窝的数目	28	54	20
每窝数目的改变	-1.74	0.00	+2.51
孵化成雏鸟的平均数目	2.60	3.95	5.84
每窝的生殖值	2.52	4.20	5.59
父母存活	0.65	0.59	0.43
剩余生殖值	9.88	8.89	6.49
总生殖值	12.40	13.09	12.08

研究人员的布置：二十八窝减少蛋数，二十窝增加蛋数；五十四窝先拿走鸟蛋其后又放回去；另有对照组。看看这个，看起来似乎红隼应该多生蛋；因为看看增加的窝卵数，一窝孵出的数目增加 2.5 只雏鸟：增加窝卵数多出两只多雏鸟。窝的生殖值增加，孙儿一代的数目增加。

看起来这些鸟好像是笨蛋，它们应多下蛋。但这只是在那一季发生的事情。

科学家研究这些鸟时，优秀的生理学家 Serge Daan 利用二重标识水做试验。他想了解红隼有多努力。红隼妈妈和爸爸飞回巢箱，为婴儿带来食物；邪恶的荷兰生态学家躲在巢箱后，拿走婴儿的食物。婴儿大哭。婴儿饿了。妈妈和爸爸更努力工作。邪恶的荷兰生态学拿走食物。妈妈和爸爸要更加努力。妈妈和爸爸有多努力？当天妈妈和爸爸工作约八小时，北荷兰夏天的日照约十六小时，它们的生理产量几乎是基础代谢率的四倍。这正是 Lance Armstrong 在环法自行车大赛中阿尔卑斯山脉中段付出的体力。

荷兰的生态学家迫使这些红隼尽最大努力，好像顶级的人类运动员；红隼努力八小时后放弃，因为不想力竭死去。然后荷兰生态学家为婴儿放下食物。这样你不会为此做恶梦了。

这引入了父母存活。如窝卵数目加大，父母在下一冬季的死亡率较高，因为它们要更努力。把这一切加起来，因为有这种效果，计算红隼在余下岁月的剩余生殖值，在余生有最多孙子的是较少雏鸟的祖父母 对照组在中 较多雏鸟的祖父母的剩余生殖值是惊人的低 如果在明年之前死去，明年就不会有子女。

看看它们的总生殖值=今年生殖值+剩余生殖值；对照组最高；如窝卵数加大，就会少一名孙儿；如窝卵数减少，只减少半个孙儿。有趣信息是这些荷兰红隼知道什么最适合它们。他们定下了适中的鸟蛋数目。那就是对照组。

这么一回事的要点：窝卵数是与重要的适应度组成部份互有取舍，但这不是雏鸟的存活，而是父母的存活。其他物种有所不同，但在这种情况下，红隼不多下蛋的原因是它们本身更容易死去，不是它们的后代更容易死亡。在中等窝卵数，这些红隼都在优化其生殖投资。它们可以多下蛋，但它们没有。它们知道应该下多少蛋。这只是窝卵数的分析例子。有很多文献，有很多实验。

寿命

现在讨论寿命，讨论从出生到生殖到死亡的主要生命史特质。诗人艾略特在〈斗争的片断〉说：「出生，交媾和死亡。要谈到事实本质，这就是全部事实：出生，交媾和死亡。我已出生了一次，一次已经够了。」[94]我以为他是在 1930 年代写下的。我不知道艾略特是行为生态学家，显然他是。

根据这种分析，生殖期是一种均衡：一方面是天择会增加一生的生育事件数目（活得更长寿，可以多生育），另一方面是一些后果会增加随着年龄而死亡的内在因素。正是这种想法认为有老化或衰老的演化；作为某些东西的副产品，因而身体在崩溃的演化；这是生命史理论这部份的重要特点。

因此，第一种天择压力是延长寿命，以使有更多生育机会；但如果有一些副产品导致内在死亡率增加，这会缩短寿命。因此，均衡是涉及这些东西。内在死亡率的任何增加，或生殖率随着年龄降低，被称为老化或衰老。现在谈论的是人们为何年纪大了身体不济，为何生物会老化和死亡。

先介绍天择在不同年龄如何运作。天择的影响与年龄有关。延长生命的任何天择压力，会减少对后代适应度的相对贡献，但提高成体适应度的相对贡献。

因此，如成体存活到中位年龄，而该物种的少年死亡率是相当高，那么成体是颇为珍贵的相对不可能事件；如在这环境能够生儿育女，子女存活长大到有这样体型和年龄的机会相对较低。因此投资于保存成体有一定的适应度优势，因为不大可能有另一位可以达到这状态。

要做到这一点，要有较低的成体死亡率和较高的少年死亡率。如成体生活是相对较好，而青少年和婴儿非常危险，就会有较长寿命的演化。

与此相反，如成体死亡率增加，生物就会演化为更加迅速老化，因为确实没有太大意义去维持无论是什么原因终会死去的躯体。为何要从生殖中拿走一些〔能力〕，改而投资在例如抗病性或逃避天敌，而生物是不能避免这些？当然是要更多的孩子了。

[94]"Birth, and copulation, and death. That's all the facts when you come to brass tacks: Birth, and copulation, and death. I've been born, and once is enough."---*Fragment of an Agon*

随着年龄增长，天择的压力减少

$$1+a+a^2+a^3\ldots=\frac{1}{1-a}\;(|a|<1)$$

$$10\cdot(1+0.8+0.64\ldots)=10\cdot\left(\frac{1}{0.2}\right)=50$$

寿命（日数）	1	2	3		19	20	21	
存活概率	1	0.80	0.64		0.018	0.014	0.012	

这基因型平均有 50 个后代。

利用这图案模式说明背后的一些数学。为何有衰老的演化？利用果蝇作为模型的生物。不是以卵子作为开始，而是当它从蛹孵化为成体。暂且这模型完全没有内在死亡率。不会老化，情况就是这样。死亡风险为每天 20%，每一天果蝇产卵十个。第一天有十个卵子。第二天存活的果蝇有 80%，各自产卵十个。第三天有 64%存活（0.8x0.8），十个卵子，如此类推。这东西是不会死的。如果可以存活，就会一直产卵，而存活概率不随着年龄改变，每次都是 80%。为了给出简单结果。这些数字有改动。这一案例有五十个后代。

老年时死去不影响适应度

寿命（日数）	1	2	3		19	20	21	
存活概率	1	0.80	0.64		0.018	0.014		

这基因型平均有 49.3 个后代。

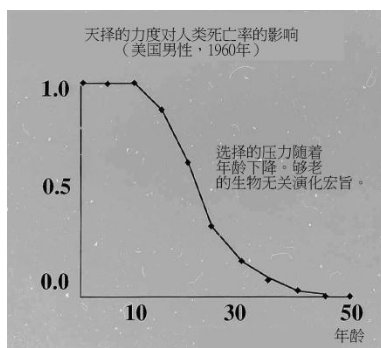
如全部果蝇在第十九和二十日之间死去，情况是怎样？这一个有 49.3 个后代。这就是在年老时去世的分别。这是没有衰老的案例。

老年时死去不影响适应度

寿命（日数）	1	2	3		19	20	21	
存活概率	1	0.80	0.64		0.018	0.014		

这基因型平均有 50.3 个后代。

生命史的取舍



多谈一些生命史的取舍，实在是很小的取舍。这基因型可以下蛋十一枚，不是十枚，但在第十九和第二十天之间死去，留下50.3 个后代。它的适应度优势是 0.6%。如把这基因型引入长生不死的种群，它将发挥作用，不再有任何不死的果蝇。有些果蝇会演化出较短寿命，因为在生命早期有生殖优势，又无需大费周章。

考虑我们本身的死亡率，我希望你明白果蝇的例子其实不是无关重要，其实有重要信息。利用美国人口普查数据实际计算，这是天择影响 1960 年美国男性的存活。这是有关进一步存活适应度的偏导数。非常有趣的图片。

这指出一旦成为少年，就有机会在这人类种群中存活，适应度开始下降，因为一旦有了孩子，就有机会有孙子。这指出从有孙子继后的观点来看，演化在你四十六岁后不再重视你。我祝贺各位年青人。我和大家外貌不同，是有原因的。

以这样的观点来看老龄化，就是说老龄化是为生殖性能而选择的副产品，原因是积累了很多基因，对在生命早期的适合元素有正面或中性影响，对晚年的适合元素有负面影响。正面效应被称为**拮抗性多效假说** antagonistic pleiotropy hypothesis。意思是基因有两种效用：初期是正面，后期是负面。就像是在生命的第一天给予果蝇多一个孩子，但在生命的第十九天让孩子死去。早期是中立和后期是负面的效应被称为**突变积累假说** mutation accumulation hypothesis。

有颇长时间这两样的假说成为研究老龄化的知识基础，但不是很有效。研究了很多案例，指出大多是早期有正面效应，晚期有负面效应；不是早期有中性效应，晚期有负面效应。但有时是很难区分。

要记住的重点：生物老龄化，实际上是最好证据说明演化的目的是复制基因，不是生物存活。这是强有力的实证性证据，说明以基因为中心的演化观念其实在实证上是正确的。

有五六个这样的实验。我的实验有两套：成体死亡率的高低。依据到目前为止的逻辑，已经知道如套用成体高死亡率，那么生物应迅速老化；如套用成体低死亡率，它们应逐渐老化。如果环境风险高，何苦投资于存活，因为别人会杀了你。在这实验，一位瑞士实验室技术员是凶手，但可以想象可能是狮子或类似的天敌。

结果是五年之后，大约是七十至一百一十代，这些果蝇是一如所料的老龄演化。较高的外在死亡率产生了较短的内在寿命，短寿大概是五天。果蝇寿命的一天大概相等于人类的一年。希望大家有些感觉，对这意思有直观的感受。意思就是如在希腊发动木马屠城战争开始时运用这天择的力量，到如今人类种群会便产生约〔果蝇〕五年的反应。这是置诸人类的时间尺度。

总结今天的讲座，生命史的所有主要特质：成熟时的年龄和体型大小；后代的数目和大小；寿命；生殖投资；全都涉及取舍，导致这些特质是处于演化均衡的中间值，而不是极端值。它们全都是因为取舍而有稳定的演化。成熟时的年龄和体形大小，终生和每次出生的子女数目，寿命和老龄化全是演化而来。

稍为离题，与黑猩猩和倭黑猩猩相比，我们改变了多少？人类寿命较长，大约是二十年。自从我们与黑猩猩和倭黑猩猩有共同祖先以来，似乎有改变的独特人类生命史性状是更年期；动物园黑猩猩有同样的事情，但很罕见，在野外几乎从来没有观测到。最引人注目的一点是我们生孩子比它们可以快两倍。

在新石器时代或狩猎采集社会，人类在两次生育之间的平均距离时间是两年，黑猩猩是五至六年，尽管事实上人类的婴儿是更无助，出生时更需要父母照顾。人类的生育总算超出黑猩猩一倍，看来是通过社会互动来做到。

家人帮忙照顾孩子。有时是伴侣帮忙照顾孩子。祖母帮忙照顾孩子。有很多帮手。人类在过去五至六百万年大大缩短了生育间隔，原因是我们有更好的综合家庭生活。

所有这些性状的演化，一般可以理解为决定死亡率的外在生态条件，与造成取舍的生物内部条件之间的相互作用。如要寻找一般性的解释结构，这就是环境造成问题，要解决问题，不得不作出妥协，而我们知道通常是什么妥协，我们现在知道如要在环境中寻找，就应该寻找这些因素。

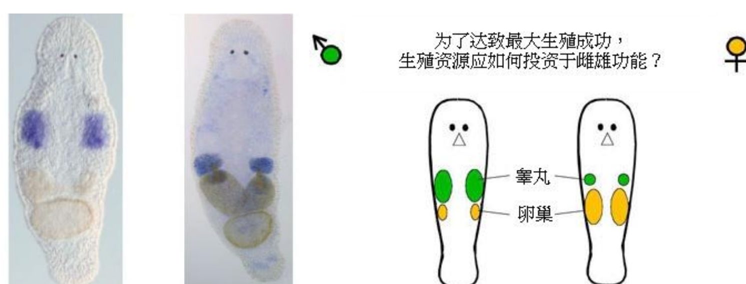
下一次把这框架扩展到生命史演化的特定部分：性别分配，以及投资是如何在男性和女性功能之间的分配，以及什么时候转换性别才有好处；出生时是这个性别，后来变成另一性别。

第十二讲：性别分配

今天谈论**性别分配理论** sex allocation theory，首先提醒各位这是演化生物学课程的微进化中段，把表现型为了生殖成功而设计的想法付诸应用。

课程这部分以性演化开始，然后看看有性生殖，性演化打开了基因组在演化过程中起冲突的各种可能性，看到的形象是生物不一定被优化或只是适应。生物可视为复合体，而复合体的部件可能相互冲突。

在生命史的演化中，我们的观念或多或少回到生物在某种意义上是不断优化，这清楚见之于红隼的亲职投资和对窝卵数的投资，以及诸如成熟时年龄和体型的最优反应规范等东西。谈到性别分配，就是重新研究如何优化生命史。但现在的问题是应投资多少于雄性功能，应投资多少于雌性功能？这方面有其他解释。



涡虫 Macrostomum lignano 两个候选基因的原位杂交表达模式：具体表现为（左）睾丸或（右）卵巢。[95]

为了达致最大生殖成功，生殖资源应如何投资于雌雄功能？

我们讨论的其中一些模式，或多或少可视为最优化论点的结果，认为在系统局限之下，这是可以做得到的最好方式，但在其他方面可能有根本的利害冲突，没有谁胜出，而各方只是尽力做好一件差劲的工作。当进入性别分配的频率相关部份，各位会留意到。

因此，性别分配理论是演化生态学已经非常成功的部分，预测雌雄后代的生殖任务分配，有很多成功的预测。

生物学这部份的核心有一个定理，称为 Shaw-Mohler 定理，其构成方法是非常概括，把许多以前不相关的现象结合起来。因此，成功的预测和在一个释义框架中总合很多以前被视为没有关连的事物，是任何优秀科学理论的特点。毕竟，这就是周期表在化学的作用，牛顿和他的运动定律也是如此。这是演化理论的成功例子。

进入这领域，需要建立一些词汇，方便理解文献。植物学家称为**雌雄异株** dioecious，动物学家称为**雌雄异体** gonochoristic。大多数开花植物的默认情况是**雌雄同株** hermaphrodite，同一花朵有雌雄部份。但也有一些明显的例外。木瓜和多青分开雌雄植物等等。这些是雌雄异株植物。大

[95] http://evolution.unibas.ch/scharer/research/group_members/kiyono_sekii.html

多数动物的默认情况是雌雄分开。因此，在大多数开花植物和大多数较高级动物的默认情况是雌雄分开。

阶段型雌雄同体可以是雄性或雌性先熟。**雄性先熟型** protandric，出生时是雄性，后来变成雌性；**雌性先熟型** protogynous，出生时是雌性，后来变成雄性。西方神话中，唯一人类有同样的情况是希腊智者 Tiresias，他是特洛伊战争年代的先知，据说他的一生既是男又是女，是神改变了他，不是他的荷尔蒙；他能够报告是什么感觉。大家可能想回去查看。

为了性别分配理论的目的，**雌性功能** female function 有不同定义：可以是后代的雌性比例，这可能或多或少。可以是投资在雌性或雄性后代；虽然雌雄数目相等，但决定是多投资于某一性别的后代。无论是阶段型或同时期雌雄同体，生殖成功部份是在雌性阶段占生物寿命的部份。因此，雌性功能可以是与时间，投资和数量有关；雄性功能也是如此定义。

性别分配有一些非常基本的问题。其一是性别比例均衡。在两性分开的种群中，情况是怎样？另一个问题：如种群是阶段型雌雄同体，生物出生时应该是那一性别，应何时变性？同时期雌雄同体又如何分配雄性和雌性功能？今天不会深入谈论，只想和各位谈到一些自然史。

 [96]

 [97]

 [98]

有一种可爱的加勒比鱼称为 Hamlet（以上图片），是同时雌雄同体，在同一时间制造卵子和精子；它们每天交配。当他们聚在一起交配时，问题是这一次谁是男生，谁是女生？卵子又大又成本高昂，精子小而便宜，谁都不想受骗：对方想做女生，但只制造精子。它们已经有交配的模式：要交配就或多或少坚持要互换角色，大概是十回合，大家就平手了。在这二十分钟的过程中，它们转换雌雄角色，各自放出大致相同数量的卵子和精子。同时期雌雄同体如何解决问题，这是范例个案。

还有一个有趣的问题：对不同性别的后代投入不同投资，在什么时候应取决于社会地位？Trivers-Willard 假说指出社会地位或生理状态真的会颇多影响性别分配。

因此，所有这些实际上是一个问题的各方面，问题的产生是因为这关键事实：每个双倍体通过有性生殖生产的受精卵，其染色体各半来自父母，而同时期雌雄同体或阶段型雌雄同体也是如此，这就是双倍体有性生殖的意思。这意味着个体通过雄性功能得到的适应度，必须与其他个体通过

[96] http://blogs.monografias.com/sistema-limbico-neurociencias/files/2010/04/hamlet1.jpg
[97] http://www.getahugetank.com/black-hamlet-pi-2231.html
[98] http://www.practicalfishkeeping.co.uk/custom/images/large/4bd06461a5604.jpg

雄性功能得到的适应度互相比较；通过雌性功能得到的适应度也是如此。换言之，雄性和雌性功能都是达致适应度的途径。

性别比例

在演化生物学中，有一些情况较为适合利用「往后回看手法」来启发直觉以理解为何这是正确。譬如人的基因各有一半来自母亲和父亲；向后回看祖父母，曾祖父母，高祖父母等等的基因。沿着分支树往后看，每一代的基因一半来自雌性，一半来自雄性；然后展望未来，基因平均有一半来自雄性，另一半来自雌性。

这基本上意味着「雄性和雌性功能都是达致适应度的途径」这句话，可见证于打开整个家谱树，只是数算男女祖先基因发生的次数，会发现这是 50；50。



利用这 50:50 性别比例的默认条件来开始以下的分析。Ronald Fisher 证明孟德尔定律与天择是一致。他还发明了数量遗传学和统计学的方差分析。他是自闭症怪胎和讨厌的父亲；他女儿的动人传记记述和他共处的生活。这位全职，全天候工作的生物学家在家里饲养各种植物和动物，不断繁殖；他不是可称之为富同情心，富感情的人。

他几乎全盲，但能用几何方式把问题形象化。他的数学很厉害，但 Fisher 基本上用几何学解答的东西，大多数人是用代数解答。因此，他的理论著作有时艰深难明。但他这一想法非常简单：无论年龄和体型，雌雄两性同样胜任生殖雌雄两性的后代，因此各人几乎是公平竞争。在完全混合的大种群中交配是随机的，性别比例应逐步演化成雌雄后代各半。根本的真正原因是罕见的性别具有优势。性别比例会调整，直至不会有类型比其他罕见，而这可能是生物学中最基本的频率依赖均衡。

这为何是正确？想象有某一突变，在本来只是生殖雌性后代的种群改变为只生殖雄性后代。这种群便只有雄性，而下一代的所有后代将携突变的基因，这会增加频率。

也可以从另一方向看看是如何发挥作用：如分析这样的突变入侵，试问如种群只有一个个体生殖雌性后代，而其他个体全是雄性或只生殖雄性，事情会是如何？所有的后代全是源自唯一与别不同的个体。这是从另一方向来增加。所以，想象种群正被这些不同方案入侵，终会汇集在中间，只有 50；50 才是均衡。

这也许可以解释为什么性染色体会演化。**性染色体** sex chromosomes，X 和 Y 染色体；这保证 50；50。但在「性染色体」之前有性别，并有演化的动力；这就是为什么含「性染色体」的生物会演化。

还有许多其他方式确定性别。不必有「性染色体」。鳄鱼和乌龟利用温度。有时寄生虫确定性别；Wolbachia 胞内共生菌就是这样。有时，性别是由许多基因的量化过程决定，而不是「性染色体」。

这过程我们认为几乎是直觉的，因为人类有「性染色体」，这正是人类种群的所作所为，其实这是特殊情况。但似乎这可能是从这样的情况发展出来：相当大的种群，人人机会均等。如违反了这些假设，最优的性别比例就会起变化，Shaw-Mohler 定理预测当这些假设不成立时会发生什么情况。因此，让我们来看看。

如突变通过一个性别可提高适应度，是多于通过另一性别降低适应度，突变就会入侵种群。如这称之为不平等，那么雄性功能的改变除以平均雄性功能，与雌性功能的改变除以平均的雌性功能，两者相加之和必须大于 0。在演化过程某一个出发点，雌雄功能平均，而突变出现，改变了雄性和雌性的功能。

这改变至关重要。这是否足够改变其中一个性别，足以补偿另一性别？因此，如通过某一性别提高适应度的百份比，是大于通过另一性别而降低的百分比，这突变就会入侵，而且会继续直到达致新均衡。这或多或少就是入侵的标准。看看三宗非常有效，颇为戏剧性的案例。一例是区域交配竞争，其次是阶段型雌雄同体，第三例是性别分配的社会地位。

以前已经提过区域交配竞争。第二种可以做出这些事的物种是螨。

如所有后代源于兄弟姐妹之间的交配，会有什么的性别比例？可以有一个儿子和无数女儿。如起点是 50；50 的性别比例，如这生物的繁殖力（一般是螨，有时是黄蜂）可能是二十个后代，那么种群中的螨平均生下十个儿子和十个女儿。

但是，如所有儿子只授精予这些女儿，那么有十一个女儿和九个儿子将有更多孙子；十二个女儿和八个儿子将会有更多孙子，如此类推，直至一个儿子授精全部十九个女儿，这十九个女儿孕育的孙子是十个女儿的两倍。这样的性别分配一路下来都优胜，直至到只有一个儿子。



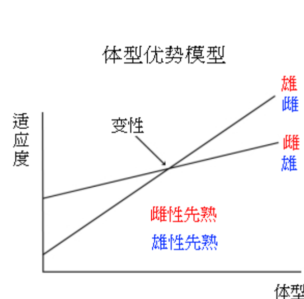
Acarophenax 寄生螨正是这样，是**单倍-双倍体** haplo-diploid：单倍-双倍体意思是雄性是单倍体，而雌性是双倍体；在母亲体内乱伦受精。一个儿子授精所有女儿，完成后儿子死去，众女儿在体内吃掉母亲。与此相比，希腊悲剧中 Atreus 皇族的诅咒只是小事。[99]



这是蒲螨 *Pyemotes*，各位在八月除草时小腿被咬，可能就是这家伙。它孕育的下一代女儿占 98%。Shaw-Mohler 定理完全适用于这案例。突变入侵这种群，通过增加雌性功能而增加孙子的数目，并且没有失去任何雄性功能，因为一个儿子已经能够让所有女儿受精。

[99] http://tecnoculto.com/wp-content/uploads/acarophenax_tribolii.jpg

看看阶段型雌雄同体，这可以是年龄或体型有优势的模型，体型有优势的模型可能是更直观的方式来思考这问题，就用这模型来回答问题：阶段型雌雄同体出生时应该是什么性别，然后到了什么年龄和体型应该变性？



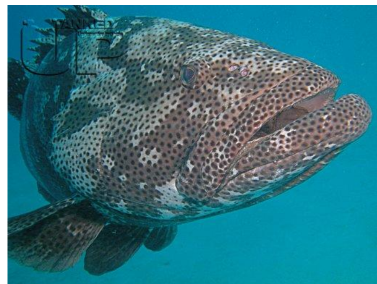
阶段型雌雄同体出生时应为那一性别？

在什么年龄和体型应变性？

体型优势模型基本上勾勒出体型的适应线是依着体型而增加，但增加率不同；基本论据是出生时的性别应该是在年幼时有较高适应度，然后在两条线相交时变性。

留意雌性先熟和雄性先熟的上下分配。如幼体时作为雄性的适应度较高，应出生为雄性，然后变成雌性；如因生物条件限制，体型大时适应度较高，应出生为雌性，然后变成雄性。

这种现象的原因既是生理，也是群落性。默认条件实际上是如果没有任何**群落优势互动** social dominance interactions，体型小的当雄性也不错，因为小雄性也依然可以生产很多精子。但如果没有群落优势，改变为大体型雌性有优势，因为大体型雌性可以有很多卵子。

 [100]  [101]

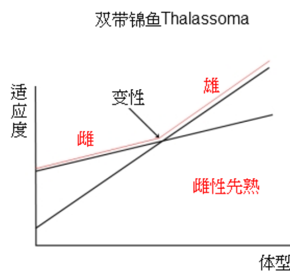
这种分析很多是利用鱼类做研究，许多鱼类清楚表达默认情况。如没有复杂的社会互动，如无需在优势等级中争斗，小型雄性的交配颇为不错。大型雌性可以有庞大数量的卵子。大型雌性鳕鱼有六英尺长，可生产六百万卵子，但只有少许幼鱼孵出。大型石斑鱼可以生产数千卵子。



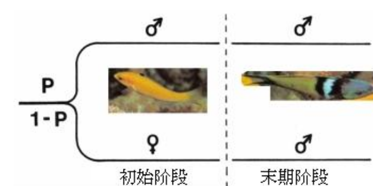
看看雌性先熟的例子；较为分析透彻的案例是双带锦鱼。锦鱼和鹦鹉鱼家族都是阶段型雌雄同体，都是雌性先熟：出生时是雌性，改变为雄性；而斑类或鲈鱼家族，鮨科是雄性先熟，出生时是雄性，改变为雌性。所以，看到笨笨石斑鱼，这会是雌鱼；大大的鹦鹉鱼会是雄鱼。

[100] 圖片和改寫內容：http://zumaworld.blogspot.com/2010/09/zuma-fact-15-cod-fish-broods.html
[101] 圖片和改寫內容：http://www.tankedup-imaging.com/images/grouper3.jpg

稍后会见到其中一些在变性时看上去是截然不同。要花很长时间才可以搞清楚有些鱼家族实际上只是同一物种的两个不同性别，而不是两个不同的物种。有一些的形态，颜色和行为的改变确实是相当显著。



双带锦鱼出生时是雌性，后来变性成为雄性。人们第一次做实验时，把主导地位的雄性从珊瑚礁中拿走，主导地位的雌性基本上在二十四小时内开始雄性的表现；大约六星期，她改变了颜色，改变了她的生理性腺，变成雄性，发挥功能和生产精子，成功作为雄性完成交配。改变需要一些时间，不会在一夜之间发生。

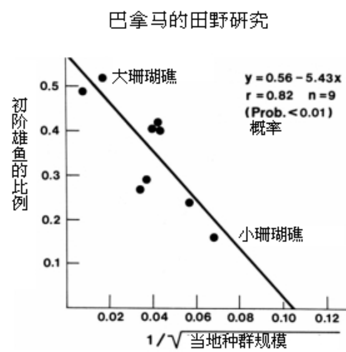


实际上这是有点儿复杂，因为有两种选择。实际上，这种鱼可以在出生时是雌性，然后变成雄性；或是出生时初始阶段是雄性，成体时成为主导地位的雄性。初始阶段雄性是模仿雌性，它们授精是悄悄避开主导雄鱼。

性是这样在这物种发挥作用：它们生活在小块的珊瑚礁，有时是较大的珊瑚礁，珊瑚礁的规模对它们的生活方式产生很大差别。如它们做得对，产卵时海洋水流会把受精卵带离珊瑚礁。若是受精卵落在珊瑚礁，珊瑚礁是一大堆张开的嘴巴。珊瑚顶部是一大堆水螅，等待着攫取任何落下来的东西。所以锦鱼繁殖，要选好时机不让浮游生物很容易看到它们的卵子，让水流把卵子带离珊瑚礁。

它们是这样做的：它们离开珊瑚礁，向上游泳来到接近水面的水柱，一条主导雄鱼带领着一群雌鱼，雄鱼一番舞蹈后释放精子，雌鱼释放卵子。如果有机可乘，初阶雄鱼悄悄潜入，因为他看来像雌鱼，不会被主导雄鱼追打，初阶雄鱼释放精子，争取授精的机会。有趣的问题是初阶雄鱼应有多少？初始雌鱼应有多少？

这就要提到生态和行为。那些笨拙，有优势的末期雄鱼，能够管治的后宫只是小块的珊瑚礁，面积大概几立方米。若是生活的面积较大，雌鱼游荡觅食，初阶雄鱼就有机可乘，抓住交配的机会。雌鱼数目可能增加至某程度致使主导雄鱼不能控制所有初阶雄鱼。在小规模珊瑚礁，主导雄鱼干得不错。珊瑚礁越大，初阶雄鱼做得更好。



这是来自巴拿马的田野数据，说明初阶雄鱼占雄鱼的比例。上文预期它们在大面积珊瑚礁的表现更好，预期主导雄鱼在小面积珊瑚礁的表现更好。这轴线是当地种群规模的 1/平方根，因此，实际上种群是沿着这条轴线越

数据颇为杂乱，这里的转变事实上较为把数据压缩在一起，珊瑚礁的大小是有重大影响。在小珊瑚礁，大多是末期雄鱼。珊瑚礁越大，种群数目越多，就越多初阶雄鱼。

它们如何知道自己应是初阶雄鱼或初阶雌鱼？记得这些家伙〔出生时〕离开珊瑚礁，以浮游生物维生，然后回到珊瑚礁。它们只是很小的小鱼，下降到珊瑚礁。小鱼只有一厘米长，不知道生活所在的珊瑚礁有多大。小鱼可以利用什么线索来决定身处什么样的珊瑚礁？是否利用遗传线索或发育线索？

真的不能相信这种开关纯粹是遗传，因为如纯粹是遗传，小鱼是与父母同种，但小鱼最终可能生活在不适合这种生活方式的环境，因为小鱼散布在数百公里，以浮游生物维生，然后下降到不同大小的珊瑚礁。

因此，有一些证据表明幼鱼是以密度为基础来选择它们的性别。如小鱼是隔离饲养，几乎全都发育成为雌鱼。所以，这就像珊瑚礁的首次事件，默认情况是雌鱼，无论出身的珊瑚礁是有多少主导雄鱼。因此，这似乎不是遗传条件。

但是，如果以三条鱼为一组来饲养，有一条通常发育成为主导雄鱼。因此，随着种群规模的线索开始积累，其中一些成为主导雄鱼，不是主导雌鱼。

因此，这似乎是对环境敏感的发展战略，其演化可能是针对主导雄鱼生殖成功的变异和种群的不同规模。这是相当严格的逻辑条件，「往后望」手法再一次证明是重要的。



如基因一直经历同样大小的珊瑚礁，每珊瑚礁的社会条件类似，就绝不会有这样的演化。要演化出这样的发育开关，年轻锦鱼必然要遇上定期交替的社会条件；如这在过去相当长一段时间已然如此，那些已经能够适当调整的锦鱼会有更多的子孙；似乎就是这样的一回事。

雄性先熟的案例又如何？这个案显示默认条件不是十分复杂的社会生活。大西洋舟螺 Crepidula fornicata 是这贝壳类动物是一种软体动物，生活在康涅狄格州的海岸线。沿 Madison 去到 Hammonasset 国家公园，海滩是由大西洋舟螺的贝壳构成。

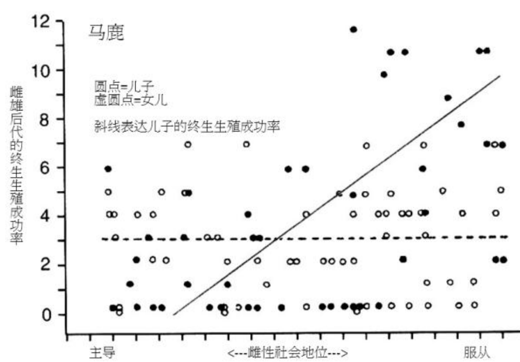
这些家伙出生时是雄性，成长后改变成为雌性，中间经历的阶段是雌雄皆是。事实上，它有向下延伸的阴茎，所以雄体向中间部份的雌雄同体授精，而中间部份的雌雄同体向底部的雌体授精。因此，舟螺形成连环扣，是它的生活史的标准部份。这些东西就是这样生活，

Shaw-Mohler 定理解答相当多有关阶段型雌雄同体的主要问题：出生时应为那一性别，在什么年龄和体型应变性？顺带一提，阶段型雌雄同体带来一些难题。稍后会看到有许多哺乳动物有很多理由是阶段型雌雄同体，但显然没有足够灵活的生殖系统方便这样的演化。

Trivers-Willard 假设。Bob Trivers 连同 Willard 想出了主意：在一夫多妻制的物种，低级别或是状况不佳的雌性应偏向多生女胎，因为女儿可以随时有后代。这种情况下，雌性是具限制能力的性别。在一夫多妻制的物种中，无需成为高度竞争的雌性也得到受精。总会有一些雄性让雌性怀孕。

另一方面，高级别或生理条件良好的雌性应偏向多生男胎。原因儿子要有主导地位才会有后代。所以，除非相当肯定儿子成长后能真正赢得竞赛，否则不会投资于雄性后代。先看看马鹿和黑猩猩的例子，最后会提到德国农夫。

Tim Clutton-Brock, Loeske Kruuk, Josephine Pemberton, Fiona Guinness 和其他人等在苏格兰 Rhum 岛研究马鹿已经三十年，追踪许多马鹿的一生，记录它们的社会地位和生殖成功率以及行为生态学的许多方面。追踪生物个体的一生有很多学习的教训，因为看到它们一生中的变化说明不少影响它们的选择压力。



他们观察所得是：社会地位对女儿一生的生殖成功没有多大影响，但社会地位影响儿子一生的生殖成功。

社会地位高的雌性马鹿生男确实比生女多，出生时的性别比例有扭曲。所以，问题是雌鹿如何做得到？如它们能够检测精子是带有 X 或 Y〔染色体〕，它们可以藉此选择精子。如母亲与子代之间的冲突已经解决又有利于母亲，它们可利用选择性流产。

想一想。胚胎的性别对这位特殊的马鹿母亲来说刚好是错误的。如胚胎是错误类型，母亲打算通过流产来摆脱胚胎。胚胎就会隐瞒本身的性别，表面蛋白不会表达是雄性或雌性。因此这是一个谜。选择性流产是如何演化的？即使只是侦察孩子的性别，亲子之间已经有冲突。我们不知道答案。

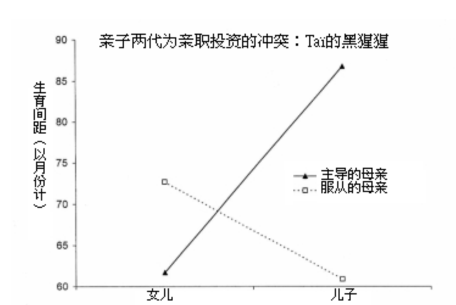


南美洲嚙齿动物海狸做到这一点。若是雌性海狸属于较低社会阶级或是生理状况不良，她应该多生女儿，但她恰巧怀上一窝儿子，她就中止整件事情，再次尝试。她就是这样。[102]

在塞舌尔群岛 Seychelles 实地考察是多棒的一回事啊。可爱的塞舌尔莺鸟生活在群岛，它们可以控制每枚鸟蛋的性别。为了有正确的性别，当雏鸟成长时，鸟巢有帮工。整个莺鸟家庭帮忙养活下一代，母亲要做的是为她的生态条件产下适当的鸟蛋。多产下女儿，有时有好处，有时没有好处，所以她们控制性别。不知道她们如何做到这一点。

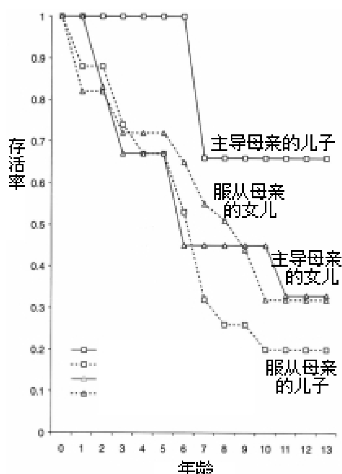


马鹿、海狸和塞舌尔莺鸟肯定有性别分配，而出生时的性别比例是因应社会或生态环境而改变，改变似乎是颇为适当。黑猩猩又如何。黑猩猩和我们一样，有 50:50 的出生性别比例；如没有选择性流产，没有有效的精子选择，很难避免 50:50 的出生性别比例。性染色体做到这一点。



在婴儿出生后依然可以有选择。左边是以月计的生育间距，实线是主导的母亲，虚线是服从（次主导）的母亲。

如主导母亲生下女儿，女儿断奶时大约是五岁；如生下儿子，她要多照顾两年。这是高投资，照顾儿子越来越昂贵；她损失可以投入另一孩子的时间。但由于她是主导，又有了儿子，论点是如她投资在这个儿子，真正让他成为主导雄性，她会得到更多孙子。这是非常重要的结果。另一方面，服从母亲倾向多照顾女儿，照顾儿子的时间较短，较早脱离儿子。



看看另些数据。主导母亲的儿子到七岁才断奶，断奶后 30%会死亡，余下的有非常好的生存率，事实上比其他类别活得更好。图的上端可见他们到了十三岁时是最优秀的幸存者。

服从母亲的儿子甚至在断奶前已被忽视，到五岁断奶。断奶前的情况已经很糟糕；断奶后活到十三岁的概率只有 20%，而主导母亲的儿子则有近 70%。可以看到女儿有类似的效果。这是非常戏剧性的模式。

102 http://www.fundaciontelevisa.org/televisaverde/images/planeta/nutria.gif

服从母亲养育儿子是非常昂贵的事情，即使母亲忽略他和尽早摆脱。那么，为何黑猩猩没有演化出在精子或受精卵阶段有对应社会地位的筛选机制？我们不知道答案。若是它们做得到，将会是非常适应。

谈一谈德国农夫。德国的 Klaus Voland 分析了从十七、十八至整个十九世纪，德国西北农业社区的人口数据集。这段时间有多次经济周期。景气好时，儿子可继承农场；时势不好，儿子没有什么可以继承，或是只有一个儿子可以继承农场，但经济不景气时女儿仍能结婚。

Voland 表明的是儿子或女儿到成熟时存活的概率取决于经济周期，几乎与刚才见到的黑猩猩情况相同。换句话说，在儿子可以继承的情况，德国农夫对儿子投资更多；在女儿可以嫁给有钱人家的情况，他们对女儿投资更多，而投资的程度实际上反映在儿童死亡率。因此，这必然与父母忽视有关。

这情况看来是 Trivers-Willard 假设实际应用于人类。为了公平对待数据，应多提一些其他案例。美国有大规模的研究，显示这效应是相当薄弱，美国也有一些其他研究显示效应是相当强劲。因此，证据是颇为参差。

我想强调，〔这效应〕在人类中很可能是因为文化，而不是遗传。毕竟，人们一般会谈论这样的问题，家人一般都能理解。因此，那样的为人父母模式可以受文化以及遗传的影响。然而，这可说是完全符合 Trivers-Willard 假设，只是这可能有文化的解释，而不是演化的解释。

因此，我认为 Shaw-Mohler 定理是把非常不同的各种信息，放在同一理论框架以求解释。记住今天讨论了螨的性别比例，有乱伦和同类相食的事情，看过了雌雄同体和阶段型雌雄同体鱼类的性别改变，探讨马鹿和黑猩猩投资在不同性别的后代，以上确实是相当广泛的生物信息。

如进入性别分配的文献，会发现 Shaw-Mohler 定理适用于数以百计的案例，表明这定理已抓住演化生物学中非常重要的东西。提醒各位要注意的事实：在有性生殖的种群中，每一个双倍体成体的基因各半来自父母，后果就是雌雄双方朝向适应度的路径是等同的。因此，这是大部分生物的「性生物学」很基本的结构事实。

就性别分配而言，看到交配制度，社会结构，性别选择，种群结构，生活史演化和遗传系统之间的确有相当密切的联系。测试一下各位有多理解今天谈到的雌雄功能是达致适应度的相等路径，以及 Shaw-Mohler 定理。

可能各位都吃过虾；虾出生时是雄性，后来变成雌性。假设在建造虾场之前，这种虾三岁时变性。小时候是雄性，三岁时变为雌性，余生也是雌性。雌雄功能是达致适应度的相等路径。现在建造虾场，开始捕捉那些肥美的大雌虾，因为她们是最大的，而虾场运作有足够长期的时间，引发演化的反应。对变性的年龄有什么影响？

答案是这些虾在两岁时变性，不是三岁。这是因为虾场夺去了它们的雌性功能，而演化要求它们的适应度各有一半是来自雄性和雌性功能。为了保持这相等性，虾必须通过雌性创造更多生命空间。虾场拿走的生命空间是雌性的，所以变性提前。事情就是如此。这些虾回应虾场带来的人为选择压力，改变了变性的年龄和体型。

这门课程称为《演化，生态和行为的原理》，这是理由之一。因为有这些例子，无从分开这些领域。这些例子集中所有这些东西：主导行为，生态，种群密度和演化，全都在相互交融。下一讲是性择。

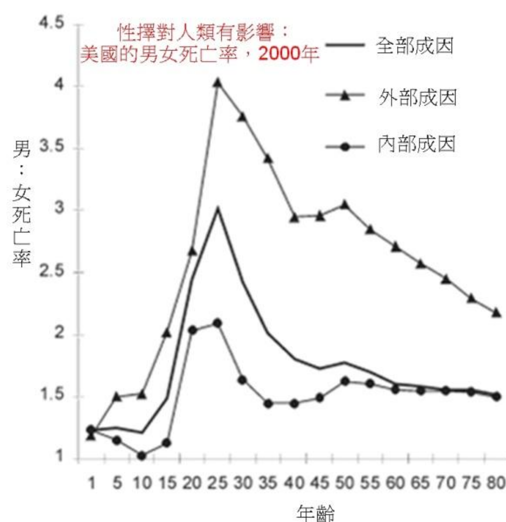
第十三讲：性择

明天二月十二日是达尔文的诞辰。二百多年前，他和林肯在同一天出生。两人极为反对奴隶制，占星家为此大做文章。但今天要谈论性择。因此，这是情人节的讲课。



性择 sexual selection（性的选择）实际上是天择（自然选择）的组件。当达尔文看着一些鸟类的奢侈羽毛，如上图所示，他认为除了天择，还有一些特别的事物。这是因为达尔文认为在某种意义上说，天择就是**最适者生存** the survival of the fittest。[103]

我们现在知道，天择是繁殖最好的后代存活下来，而且性择是天择的组成部分，与交配成功相关。所以性择基本上就是交配成功与存活之间的取舍。



在座各位大概是十八至四十五岁，各位考虑以下事实：美国的男：女死亡率，在生命早期已经有偏差，到青年时期和二十岁出头，男：女的死亡率爬升相当惊人，由于外部和内部成因。这样的偏差足以解释人类两性的寿命差距约为四至五年。

这是死亡率的**两性异形** sexual dimorphism，似乎与愚蠢的冒险行为有关。看来这些年龄的男生表现不同于女生。我们不知道这是否演化和遗传，或是文化的影响。请各位考虑这些替代的可能性，想一想可以如何测试。

---

[103] 译注：「最适者生存」不是达尔文首创的片语。Herbert Spencer 读过达尔文的《物种起源》后，在他的《生物原理 *Principles of Biology* (1864)》指出他的「最适者生存」经济理论与达尔文的「天择」意念不谋而合，都是关乎在挣扎求全时，最有优势的物种得以保存。达尔文看过 Spencer 的著作，在《物种起源》第五版（1869 年）引用「最适者生存」作为「天择」的同义词。教授提到「达尔文认为在某种意义上说，天择就是最适者生存。」，这要略为解释。达尔文的「天择」原意是「更为适合当时当地的环境」，他的「天择」是物种的内部竞争，大自然从中「选择」最适者，绝不是一般误解以为是「最佳体型」或是物种之间的选择。这误解后来导致所谓「社会达尔文主义」。杨照《还原演化论》119 至 124 页解释甚详。严复《天演论》：「民民物物，各争有以自存，其始也种与种争，群与群争，弱者常为强肉，愚者常为智役。」是建立于误解，为「弱肉强食」的恶劣社会现象补上虚假的演化依据。近代学者多弃用「最适者生存」，复用「天择」，因为演化和自然选择不仅只关乎存活，还有很多其他事物的演化。

从动物研究中得知，越是一夫多妻制的物种，雌：雄寿命有更大差异。一夫一妻制的物种没有任何差异。看看天鹅或其他一夫一妻制的鸟类，雌雄寿命相同；越是一夫多妻制的物种（三十五个鸟类和哺乳类动物），雄性寿命相对于雌性是较短。

性择如何发挥作用？如性状改变，能提高个体吸引或控制配偶的能力，或达致受精，这会增加终生的生殖成功而得到天择垂青，即使这会降低存活概率，这是关于性和死亡的 Woody Allen 电影。



性择会改变影响交配成功的性状，直至交配成功的改善是与适应度其他组件的成本均衡，反应就会停止。这不会去到大规模屠杀和自杀的结局，虽然在少数情况下，一些有性生殖的生物在交配时吃食同类。澳洲的赤背蜘蛛，雄蜘蛛似乎总是自杀。这可能是最极端的例子，很不正常，是极端的例子。[104]

正常的情况是如性择持续，两性的行为和形态会偏离，各自的性状和行为会将修改，使它们得到更好的交配成功，但这是有生存条件的代价。

这思路解释了为何生物为了交配而经常承担极端风险，这解释了为何青少年只在成熟时才发展第二性征。第二性征让任何物种的两性表面看来是有分别，但这是有成本，成本来自各种不同的源头。成本可能是如青少年看起来像成体，会引起其他成体的竞争行为——可能被打，或是更难逃脱捕食者。因此，成本可以来自各方面。

关于性择的主要问题是它的源起，从何而来？我们现在很清楚在没有异型配子结合之前，不可能有任何性择。必须有不同大小的配子，必须有个体专门生产小型和大型配子，才可以有事物发挥雌雄的功能，然后发展到雌雄两性的样子和行为。

性择的机制基本上是两个：交配竞争和选择配偶，这过程中有力量微妙地参与其中。有很多的证据。因为我们是有性生殖的灵长目动物，虽然这方面还要不及倭黑猩猩，这生物学门派吸引非常多的关注是不足为奇。

性择的力量实际上是始于由成其好事的性别比例决定交配的当天，也就是说，当地准备交配的雄性与准备交配的雌性彼此之间的比例。这只是要点的简短概述。

竞争和选择

竞争和选择有不同的后果。有限制的性别就会挑三拣四，而另一性别的个体互相竞争。很可能是某一性别有限制，另一性别的个体为争夺「性」而竞争，受限性别的个体也可能彼此竞争得到求婚者的关注，没有什么可以认为没有这样一回事，这一讲描述的过程和力量只是在两性之间较强。这并不意味着没有其他事情，有很多这些事情在持续。

[104] http://www.micropest.com/photos/red-back-spider.jpg

一般来说，交配竞争在有较大生殖潜力的性别是较为强劲，这性别应与生殖潜力较小的为性而竞争。通常雄性有更大的生殖潜力，雌性有较小的生殖潜力，因此一般来说是雄性竞争而雌性选择。但有一些有趣的例外。

雌性应选择什么？这是演化心理学的大题目。美国德州大学的 David Buss 几年前有一篇极具争议的评论文章，是有趣的阅读材料，很难得出硬科学的结论。基本上 Buss 是说雄性选择看上去健康，有较高生殖潜力的年轻雌性，而雌性选择已取得资源，有可能帮忙养儿育女的雄性。他说人们就是这样做：跨越所有文化，在任何时间。显然这可能引起争议，情况现在有很多改进，有很多证据指出可以做得更好。但这就是 Buss 的说法。只是针对人类。

动物又如何？可以利用动物真正做实验，操作，让它们告知我们为何选择配偶。有一些假设。女生可以看着男生说：「他是否控制重要资源，是否好家长，能否有效提供食物？」；或是看着他说：「这可能的配偶是否健康？是否没有寄生虫，是否以昂贵讯号宣传他有能力抵御寄生虫和病菌，而这讯号是诚实而不是想欺骗我？」；或是说：「这可能的配偶是否有吸引性伴侣的性状？我会否有性感的儿子？」

这启动了有趣的共同演化过程：在雌性大脑以及在雄性形态的性形态特征表达的偏爱基因共同演化。而这些偏爱基因和吸引力的基因在后代中走到一起，有非常有趣的后果。



我们如何得知这一切？比利时的 André Dhondt 和他的学生对蓝山雀做了有趣的研究。André 现在康奈尔大学，蓝山雀的问题是它们经常有外遇交配，因此对研究有用。蓝山雀颇为沉迷于通奸。

因为有遗传指纹，可以决定这窝和邻窝雏鸟的父亲。雄鸟以这鸟巢为主要住所，它出外可能是和邻近雌鸟外遇交配，而另一雄鸟可能走进来和它的雌鸟交配。这些后果取可以跟踪。

毫无吸引力的家伙无所作为，有吸引力的家伙行动频繁，就是这样定义，这是吸引力的行动定义。如果缺乏吸引力的雄鸟体型较小，会比有吸引力的雄鸟死得早，雌鸟因而可以有寻找身体健康雄鸟的线索；有吸引力雄性的后代，活在自家的巢，比缺乏吸引力雌鸟的后代活得更长命。

另一个解释是直接受益，而不是雌性留意雄性的形态和行为，找出他有特别好的基因，或是有吸引力的雄性有更好的领土或是较好的父亲。这方面我们所知不多，如具吸引力男生的外遇后代（这些雏鸟在其他鸟巢出生，在其他地区出生，被其他的鸟养大，是其他地区的寄养儿童）也是存活得较好，就很难以直接表现型的好处来解释，这会指出有良好的基因。

这例子说明在田野如何运用自然实验来尝试解答那一项性择假设是正确的：良好基因？直接好处？这些证据是在 2002 年发表。现在可能有更多，各位可以了解一下。无论如何，现在可以利用小鸟的 DNA 指纹。

性择有一句格言，这是默认条件：卵子昂贵，精子便宜，所以雌性有限制，要挑三拣四，而雄性一生比雌性有较高的生殖成功，但生殖成功的差异也可能较高。结果是雌性一生的生殖成功基本上是受限于后代的数量；雄性一生的生殖成功受限于可以授精的雌性。这是真的不对称。

这意味着在这默认条件下，雌性成为限制性资源，为雄性设置了争夺配偶的竞争。这容许雌性选择配偶。通常雌性比雄性挑剔，而雄性比雌性滥交。但也有很多例外。最后我会提到一些非常漂亮的一雌多雄鸟类，雌鸟为雄鸟设置后宫；雌鸟的形态已经改变，因此这些鸟类物种中，雌鸟颜色鲜艳，占主导地位，五颜六色，看起来像雄鸟。这是普遍原则，但应注意有时精子其实是比卵子更为昂贵，精子不总是便宜。以下是例子。



[105]


[106]

有一个例子，挑三拣四的性别是会转换，视乎它们得到多少食物，这是因为雄性纺织娘的精囊向雌性输送营养。雌性不仅得到雄性的精子，也获得食物。如食物供应短缺，雌性纺织娘在生殖方面是受限于能够取得多少精囊。雄性这一回退缩了，不再四处求爱，变得忸怩作态；雌性要为争夺雄性互斗，雄性变得挑三拣四。

然而，如食物丰富，雄性的生殖力受限于有多少雌性，而雌性除了精囊还有很多其他的食物来源；雄性求爱而雌性挑三拣四。可以利用这些生物做实验，只需控制食物数量就可以把模式翻来覆去。实际上是很好的测试案例，因为是利用同样的生物个体，以实验操作转换两个不同的求偶模式，直接证实这想法。

为交配而竞争又如何？大自然有许多装备，已经看到了一些：鹿的鹿角，一角鲸的长牙，大象的象牙，体重四百五十磅的雄性银背大猩猩，体重约 120 磅的大猩猩。许多物种的雌雄两性体型有重大差异。

体型差异的演化实际上是被竞赛，争夺和对抗所推动。雌性袖手旁观这些竞赛，看着雄性投身其中，为争夺她们而战，她们可以因应对方的竞争能力选择雄性。事实上，雄性战斗没有排除雌性选择，也许是另一种雌性选择。这解释了大体型，装备精良的雄性，以及两性异形最突出的例子是鳍足类动物。

---

[105] http://www.fcps.edu/islandcreekes/ecology/Insects/True%20Katydid/t_1203.jpg

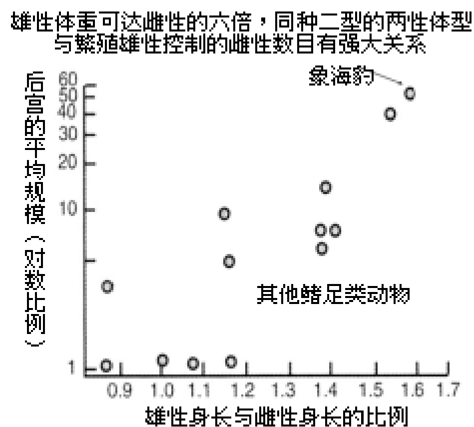
[106] http://www.chicagowildernessmag.org/issues/summer2008/images/pink_katydid.jpg



南象鼻海豹是十分优秀的潜水员，离岸一百英里左右，潜水下降至一千至三千英尺深度，捕食鱿鱼，非常熟练，有点像小小鲸鱼在巡航。雄性海象一年有九个月储存很多食物，因为他要把自己拖上海滩，努力保护它的后宫，驱赶其他雄性和积极战斗。三个月内它不能进食，变得很暴燥。

这家伙可以控制海滩后宫的四十或五十头雌性海豹。四千磅的雄性海豹不容易在海滩跑来跑去。它可是生来在水中流畅游泳，追逐鱿鱼，而不是用鳍状肢沿着海滩性交。但这些家伙做到了，足足三个月，它们遍体鳞伤，要驱赶试图与后宫佳丽偷偷交配的少年雄海豹。

由于这种空间情况，少年雄海豹其实是让雌性有少许机会再作选择。因此，少年雄海豹在大体型主导海豹的后宫之间游荡，试图偷偷交配。这受控制的混乱局面持续三个月，人人因战斗力竭疲惫。



看看雄性身长与雌性身长的比例，看看一个鳍足类动物可以控制的后宫规模（以上数据是不同的鳍足类物种）。这是斑海豹，几乎是一夫一妻制，斑海豹往往终身相伴。雄性象海豹身长约为雌性的 1.6 倍.这意味着它的体重超过雌性多少？如何利用 1.6 估计体重差异？

以立方计算，雄性象海豹是雌性的五，六倍。如他体重 4000 磅，她约有 850 磅，大概如此。

两性异型的两性体型与后宫规模，在生物学有相当强大的关系，说明控制两性体型差异的演化对争夺配偶的重要性。

择偶可能多一点乐趣。我在瑞士的研究生去瑞典参加行为生态学会议，当时择偶是文献的热门话题。科学会议如常安排晚上酒吧聚会；她四处走走，悄悄地用各种东西装饰男生，例如羽毛或诸如此类的东西，然后她站在一旁，记录男生要多久才和女生搭讪，这视乎男生有什么装饰。她指出有非常重要的作用：那些看起来最奇怪的实际上最多人注目。

如果你真的是挑三拣四，能够侦测到高品质领土或良好基因或性感儿子或类似东西，你可以挑三拣四而提高你的适应度。但记得挑三拣四必须花时间。挑三拣四基本上是购物。购物要花时间。如选购时间太久，可能错过机会，因为货架可能是空的。

因此生物应该小心，但不能过分小心。有最佳的等候时间，过后时间消逝，生殖有季节性的生物要面对那一刻终会到来：与任何人交配总比不交配好。因此，挑三拣四是受制于时间。

基于即时表现型好处的选择，意思是选择这配偶因为他有大片领土，我会得到很多食物，或是预见我的孩子会有很多食物；这就是即时表现型的好处，可以解释很多事情，但不能解释雄性的奢华形态或竞偶行为，往往两者是相互有关联。


孔雀

鼠尾草松鸡

天堂鸟

孔雀，鼠尾草松鸡，天堂鸟都有竞偶行为。**竞偶行为** lek，是纳入英语的少数瑞典文字，瑞典语有两个意思。第一个意思是体育场所。在瑞典开车，路旁有小标志写着 Lek，就会看到运动场。另一个意思也就是行为生态学的英语意思：雄性年复一年来到惯常的地方地展示，努力吸引雌性和它交配。

在这交配系统，雄性不会照顾婴儿，只是坐在那里，展示和相互斗争。雌性来到和它们交配，只会得到雄性基因。以上图片都是雄性，不仅有奢华形态，还有奢华的行为。



裙风鸟挥舞着翅膀来回，不停舞蹈；这些鸟儿吸引配偶的行为真的是精心制作。[107]

美国俄勒冈州 Malheur 的雄性鼠尾草松鸡，在一月为争取配偶而竞争。俄勒冈州东部的一月，气温是零下二十度，满地积雪。这些家伙在日出之前起来，外出竞偶，试图在竞争中争先。它们吹大胸膛，发出啪呵的声音，啪啪，呵呵，啪啪呵，一公里以外都听得到。它们也尽量表现自己。

在竞偶行为的四周，有虎视眈眈的豺犬。头上有在空中巡弋的金鹰。这些家伙冒着极大风险，五点钟起来在雪地上做爱。这是雄性行为的严重修改。谈到作为荷尔蒙的囚犯，这些家伙身系囚牢。



在田野可以做什么样的实验来决定雌性是在寻找什么？Malte Andersson 有好点子，他研究非洲寡妇鸟。雄鸟有天然的长尾巴，有二至五只雌鸟在它控制的区域内筑巢。[108]

---

[107] http://t3.gstatic.com/images?q=tbn:ANd9GcQ2QuWRTJCQ5pNJzCvwc3QwICGYrp0Z3_ZWq2VS7kVeFHJ9i7is

[108] http://farm1.static.flickr.com/176/374735624_d22b86fc2e_o.jpg

Malte 在肯尼亚的 Masai Mara 做实验：他剪短了一些寡妇鸟的尾巴，然后把剪下来的尾巴粘到另一实验组，制成超级长尾巴。对照组的尾巴在剪短后再粘到一起，没有改变长度。因此，他有三个组别。短尾巴，超级长尾巴和真正长尾巴的对照组。

短尾巴寡妇鸟的区域平均只有半个鸟巢，加长尾巴的平均几乎有两个巢。这些鸟是随机分配到不同组别。因此，数据表明，雌鸟是在尾巴较长雄性的区域筑巢。之后的问题：既然这是好事，有较长尾巴令生殖成功倍增，为何不是早就有了？为何演化没有做到这点？

答案很可能是天择防止雄性尾巴长度进一步增加，因为雌性更喜欢的尾巴是比自然种群中发现的更长。如这堂课是用德语就更有趣，通晓德语会明白 *Schwanz*（尾巴／阳具）的双重意义，看你的想象。

还有另一假设，那就是雌性在寻找什么？根据这个假设，她在寻找良好基因的迹象，这即是说雌性应更倾向雄性展示诚实而昂贵的信号（留意我把诚实和昂贵连在一起），诚实而昂贵的信号宣称雄性有优异生存能力的基因，例如，抗寄生虫和病菌的基因，甚至是不同的主要组织相容性复合体(MHC)等位基因。

脊椎动物的免疫系统部分集成到脊椎神经系统。这两系统可以互传信息。如果你的感觉系统有办法可接收潜在伴侣的 MHC 等位基因的组成资料，传给大脑，这会影响你的配偶选择。



这带到一些你可能享受阅读的东西。网上找寻「T 恤实验」，有些文章说明人体气味影响潜在伴侣。事实证明，为「T 恤实验」的结果进行 DNA 序列，看看认为有吸引力或不具吸引力的人是否有类似或不同的 MHC 等位基因，报告气味是有吸引力的人各有不同的免疫基因，报告气味令人厌恶的人有类似的免疫基因。

免疫系统在后代发挥作用以抵御传染病，方法是在身体内产生多样性，要做到这一点，基因必然是不同的。所以，想后代有抗病能力，必须找到有不同 MHC 等位基因的伴侣。还有一些关于人类的证据，显示我们事实上对气味有反应，而气味是含有资讯，已经是相当确立小鼠做到这一点，但在人类不是那么确定，因为我们不能做操作性质的实验。

人们犯错误，他们和有类似 MHC 基因的对象交配，得出的情况是多次自发流产。似乎不仅是在择偶层次有选择，在另一层次也有拒绝没有抵抗传染病潜力的合子（受精卵）。芝加哥大学的 Carole Ober 就这方面研究哈特派宗教群体。有趣的研究。

现在我们有什么证据？如雄性产生宣传他抵抗疾病的装饰，可以预期随着寄生虫感染增加，雄性的适应度会降低。这现象背后有一项假设，这就是天择推动这现象。随着寄生虫负担增加，他的

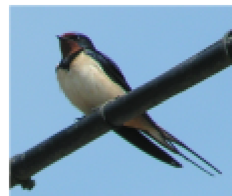
装饰条件应该减少。他越是不能抵御寄生虫，他能表达的装饰将不如以前那么戏剧化。所以这意味着装饰必然是昂贵。

抗病能力必然有一些遗传变异，否则就不会对天择有任何反应；只需回到天择的四个首先条件：必然是这样。如果这是成立的话，雌性应选择最多装饰和最少受寄生感染的雄性。有三个例子的情况不错，似乎正好发挥作用。



孔雀鱼


雉鸡


家燕

雌性孔雀鱼似乎在寻找雄鱼的橙色斑点。雌性雉鸡似乎寻找雄鸡眼睛周围的红虹膜。雌性家燕似乎寻找美丽的对称长尾巴。

这都有很好的基因论点。这男生有抵抗寄生虫的基因，所以我和他相好。这正是 Fisher 性感儿子学说的开始。这是第三假说的论据：选择这配偶，因为你以为有了他的儿子，儿子会得到很多交配。

因此，对良好基因的偏爱会选择这偏爱本身，偏爱的性状成为选择的对象；这解释了装饰化的演化。可以这样理解。雌性孔雀鱼喜欢雄鱼的橙色斑点，理由是他之所以有这些橙色点斑，是他吃了甲壳类动物得到类胡萝卜素。所以，如他真的善于找到高品质食物，就可以做出更大的橙色斑点。因此，这是他觅食能力的广告。这是好事。因此，这觅食能力基因和偏爱基因都集中在后代，又因为雄性有更好的觅食能力，偏爱基因就搭上觅食能力基因生殖成功的便车，雌鱼会越来越偏爱有橙色斑点的雄鱼。这过程一般是这样开始。一般认为偏爱最初发展时，是因为偏爱一个实际上影响后代生殖成功的基因。

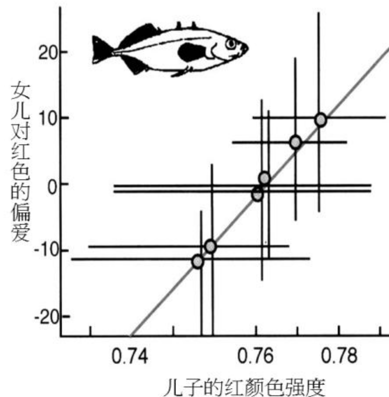
如孔雀鱼种群移居到新栖息地，没有任何甲壳类动物，雄鱼要产生类胡萝卜素变得困难。但他们仍然可以做出橙色斑点，因为雌鱼有偏爱。雄鱼不再是放出良好基因的可靠讯号，讯号只是为了吸引异性。

演化有了新理由去保持这种选择。这选择只是为了后代的吸引力，因为生殖成功的一个组成部分就是交配成功；雌鱼选择有橙色斑点的雄鱼，也是为儿子选择交配成功。

这导致性感儿子的失控选择。雌性更喜欢有较高适应度的雄性。两者的偏爱基因在后代中结合，雄性基因是为了更好的适应度。雌性的偏爱基因搭上雄性适应度基因的便车。一旦建立偏爱，就开始改造本来是中性的雄性性状，这些性状甚至是不利的，只是得到雌性偏爱。因此，这导致交配成功。如果这一切成事，母亲选择的父亲有可遗传性状，使儿子对下一代雌性有吸引力，母亲的适应度也有得益。



三刺鱼儿子的红颜色强度，是与女儿偏爱红色相关。刚才谈到偏爱基因和雄性性状基因在下一代结合，在三刺鱼的情况是成立的。雄性三刺鱼肚子的红色又是什么一回事？这不仅在遗传方面与雌性偏爱相关；鲜红的雄鱼抵抗寄生虫。因此，通过选择〔红色〕，雌鱼避开有寄生感染的雄鱼，这也满足了良好基因假说



可以看到在这种情况下，数据实际上没有区分这两者。它不是〔任一／或〕。看来是这两件事情在同一时间发生。雌性选择能抵抗寄生虫的性感儿子。

还有第三种可能性，那就是假设这种事情已在过去持续，雌性形成了一些感官能力察觉到潜在的配偶。各位不是特别善于在紫外线中察觉潜在配偶。蜜蜂做得到，人类做不到。人类的感官能力局限在某些窗户：眼睛，耳朵，味蕾等等。这概念就是从祖先继承的感官能力对性状有偏见。雌性可能只是选择她们特别看得到或听得到的雄性。



一个研究透彻的例子是雌性树蛙的耳膜，接收某些频率比别的频率好一些。在巴拿马，雄性树蛙发出讯号，雌蛙接收讯号；但雄蛙不能改变讯号超出雌蛙接的频率范围；若是她被他吸引，他有生殖成功。不幸的是这也是蝙蝠清晰听到的频率。



粗面蝠捕食青蛙；青蛙在繁殖季节尽职尽责喊叫以吸引异性，粗面蝠一扑而下，大快朵颐。

雄蛙不能演化偏离蝙蝠能听到的的频率范围，因为雌蛙的耳膜局限在一定的大小；这就是**感觉偏差假说** sensory bias hypothesis。以上提到推动雌性选择的各种假说。雌性选择可以只是她能特别听到或看到的事物，以及性感儿子，或是直接利益或是良好基因。

这些事情的实际背景是怎么回事？当交配时，当作出选择时，这正是**有效性别比例** operational sex ratio 发挥作用。这基本上是决定选择的机会，随交配系统及父母照顾而不同。因此，产生两性行为和形态有显著差异的性择，是与生态和交配系统及父母照顾模式的演化相关。这些东西相辅相成，形成性状的综合特征。

在**一夫一妻制** monogamy，同等数目的两性都有后代，雌雄有一个伴侣，有效性别比例没有多大差别，也没有太多性择的机会。在**一妻多夫制** polyandry，雄性比有子女的雌性多，每雌性有两个或更多的雄性伴侣。雌性的生殖成功有很大的差异，雄性的生殖成功差异较少。在**一夫多妻制**

polygyny 的反向模式，雌性比有后代的雄性多，每雄性有两个或更多的雌性伴侣，这导致后宫制度和竞偶行为。此外还有**多夫多妻制** polygynandry，双方各自有多个伴侣。



有一种褐色小鸟 Dunnock[109]，看起来有点像篱雀，生活在很多地方，包括英国剑桥大学植物园。Nick Davies 在那里研究了很久。一直以来，它被视为婚姻忠诚的典范而出名，直到 Nick 利用 DNA 指纹图谱进行父系分析，发现 Dunnocks 是多夫多妻。两性各自与多个伴侣交配。雌鸟巢内的鸟蛋由多头雄鸟授精。把食物带回鸟巢的父亲，他的基因散见于其他几个鸟巢的鸟蛋。Dunnock 是多夫多妻制的很好例证。

在以下两种情况，择偶的效应被认为是尤其强劲。其一是一种性别的生殖成功差异相对较小，而另一方的生殖成功有较大差异。这一性别有限制；另一性别在竞争。这一性别挑三拣四，另一性别在争斗。



我提到一妻多夫的鸟类。这是我在亚马逊见到的肉垂雉行鸟，在雌鸟的地盘有三至五只雄鸟筑巢，她到处和雄鸟交配，在每个鸟巢产蛋后离去，不会花时间养育婴儿。她只是击退邻近地盘的雌鸟。雄鸟照顾婴儿，



这是雌性瓣足鹬，和知更鸟是亲戚，都是岸边鸟类。它们住在遥远的北极，有类似的情况。雄鸟孵蛋。在雌鸟的地盘有三至五只雄鸟筑巢。对瓣足鹬的交配生理已经有一些非常有趣的研究。

当雌性瓣足鹬为吸引异性展示求爱，卵巢表达睾酮。可以想象雌鸟的求爱展示曾在雄性祖先演化，一切控制机制已经设置，要在另一性别表达就只须在正确的时间打开睾酮，这正是她在展示时卵巢的所作所为。

当雌鸟回到鸟巢下蛋，卵巢分泌雌激素；她的生理在两点之间来回切换：这一点是由睾酮驱动，在竞争周期中作出雄性展示，另一点由雌激素驱动，在产卵周期下蛋。

这些次要性状不仅与交配系统和父母照顾模式相关，也在整个生物启动了一连串的生理整合；要找出这些整合带入一大堆有趣的生理问题。

总结性择。这是天择的组成部分：交配成功与存活之间的取舍。这不是另一类的选择，而是天择的部份。这解释了植物和动物的很多有吸引力的装饰。这提出有趣的美学问题，为何其他〔生物〕认为有吸引力的事物，我们的大脑看到是美丽的。

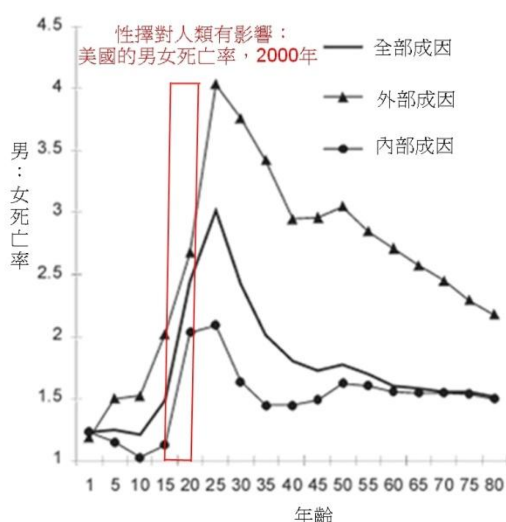
---

109 http://www.dungevalley.co.uk/Birds/dunnock.jpg

配偶是稀缺生殖资源时，就有求偶竞赛，而这解释了很多两性异形的体型大小异形，例如象海豹等等，特别是多源物种。我们谈论两性异形的程度，直接关系到一夫多妻制的程度；后宫越大规模，异形的规模越大。已经有很多文献讨论有时是非限制的性别实际上是主动选择，就是这回事。

是否真的需要导致偏爱性感儿子的 Fisher 失控这间接机制来解释竞偶行为物种的装饰；逻辑上来说，这似乎是余下的唯一可能解释，就好像你是神探福尔摩斯，排除了所有其他假设而作出裁决。但要找到这方面的正面证据一直都是很难。

这看起来有道理而我认为是可能的。但在这一点上，正面证据显示什么已被选择仍然是未知数。拿到这些生物其中一些的整个基因组，可能会解决这问题，因为如果能够找出偏爱基因，就可以寻找选择的标记；这是长期研究项目。



回到这一点。我想各位想一想。在座各位大概是这红格子年龄组别。平均而言，这年龄的人类男性死亡率是人类女性的多倍；保险公司都知道，每一次你申请汽车保险，帐单都展示这一点。人类男性似乎是在冒险。我留给各位没有解答的问题：这是否性择的产品？下一讲讨论物种形成。

第十四讲：物种和物种形成

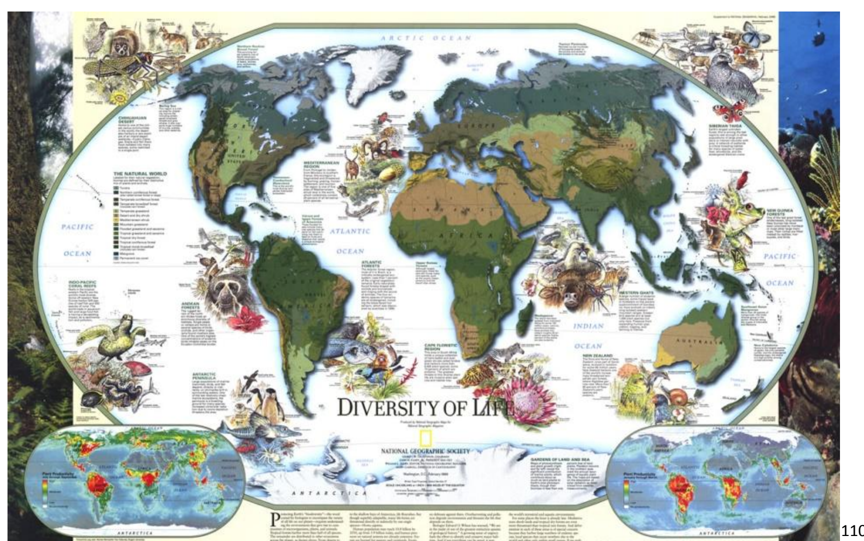
今天从微演化走到宏演化。微演化原则有六课讲座，现在准备过渡到宏演化原则，物种形成就是微演化与宏演化连接的过程。

进入宏演化，今天讨论的几乎都是物种形成。下一次谈论系统发育和分类法，然后是如何使用这些原则的组合来看看演化树，然后把性状的演化放上树型图和图谱，就可以整合空间、时间和历史。

有三种方式看待生命史。第一种比较抽象，我觉得较为深层次，这是关乎演化的主要事件：生命起源，多细胞构成，语言等等事物。我们检视地质剧院的重大事件。要是你喜欢在七月四日美国国庆日放烟火，这堂课很有趣，因为有陨石撞击和物种灭绝等等。然后看看化石记录；如只看活生生的生物，就得不到从化石而来的独特见解。有三种不同方法来处理生命史的议题。

今天谈论物种形成。希望在讲座结束和各位阅读、讨论之后，能够解答以下的问题：物种是什么？是如何起源？有什么实验证据或观测证据，支持我们认为它们是如何起源的说法？从遗传学的角度来看，物种形成时发生怎么事？如通过物种形成的过程来追踪基因，会看到什么？此外还有一些特殊的问题：无性生殖物种和隐藏物种。

我想指出本系教师在生物学这部份有特殊专长。如果你想接触系统发育研究的尖端，本系一些人可以帮助你，我们恰好有这方面的专长。纽约时报科学版头版的〈达尔文专栏〉报导了 Stephen Smith 的博士论文。他去年在这里刚刚拿到学位。他齐集了植物的生命树。因此，我们有这些人才，若是你有那一份冲动，可以请教他们。

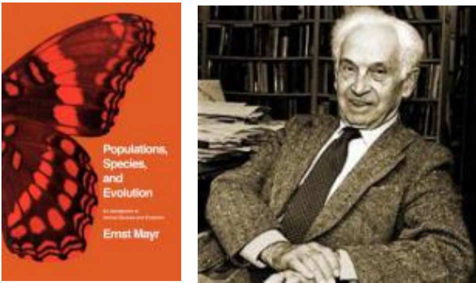


[110]

110 http://www.plantsciences.ucdavis.edu/plantsciences_Faculty/Bloom/CAMEL/Art/DiversityOfLife.jpg

这是基本观察，一些我们认为是很自然的事情，第一眼看到时不会质疑为何是这样。但其实它是谜团。世上有广泛的多样性。看看这世界，是令人惊讶的多样化。四周看看，有大量的不同种类的生物，似乎分布在不同组群，这些组群在许多方面互不相关：外观，行为，生态，遗传等。

那么，世界为何是这样的？这是怎么来的？为何这星球不只是覆盖着一层均匀的原始泥，而是这些不同的东西？有很长一段时间它不是这样的。原核生物世界遗传方面是多样化，但肯定没有这种的形态多样性。这些被分隔的事物称为物种。这位仁兄深刻地影响这门生物学。



Ernst Mayr 几年前以百岁高龄辞世。他活跃了很长时间。我认识他。他很出众，有无比能力自圆其说。他在 1963 年发表《动物物种与演化 *Animal Species and Evolution*》，后来发表简明版《种群，物种与演化 *Populations, Species, and Evolution*》。

他从 1942 年一直研究物种的定义这概念，他认为物种是一组实际或可能**种间育种** inter-breeding 的自然种群，与其他类似群体在生殖方面全然不同。物种之间的分隔，就是物种以生殖能力凝聚物种成员，并且没有能力或没有机会与其他种群的个体繁殖。

这定义有很好的理由，确实抓住了基因分隔的本质，但是在某些情况下不适用。事实上，我认为生物有强大能力削弱人类发明的分类，几乎总是有例外。我想补充一点，Ernst Mayr 是伟大的鸟类学家，他受到鸟类物种模式的刺激，想出这定义。如果他是植物学家，可能不会有这样的定义。

自然杂交的障碍导致分隔：隔离机制常见分为三类	
植物	**动物**
交配之前＝合子之前	
授粉行为	交配行为
开花时间	释放配子
授粉／授精之后	
自交不亲	识别配子
（识别份子）	（结合蛋白和赖氨酸）
受精后＝后合子	
活力，生存，生育	

有一些要思考的问题。是否每一事物都属于一个物种？如果不是每一事物都属于一个物种，你是否感到不安？是否有一些原因令你感到不安？我暂且不打算回答。

看看这世界，看到事物是分隔的，有一些非常简单的机制实际上把事物分隔，所以这些词汇是物种形成科学和生物学的部份。有一些常见的隔离机制，分为三大类，在植物和动物中看起来有点不同。

第一类是**交配前** pre-mating 或**合子前** pre-zygotic 隔离，在植物中往往是由授粉行为和开花时间决定，但不是必然如此；在动物中是由交配行为和配子 gamete 的释放来决定。上一讲谈到的性择终于有办法与物种形成连接，因为选择伴侣会决定是否有种间杂交的机会。

所以，这其实是关于择偶的问题，比诸应否为资源或良好基因或性感儿子或类似事物而择偶，这是更高层次。择偶，应该是因为与配偶交配会形成杂交，或是应与本身物种的成员交配？

要分隔植物，很可能只是以开花时间来分类。想象地球上温带地区有山谷朝东，山坡比其他地方较早有日照，因太阳射向地球的角度。温暖山坡上的一切事情都会加快，凉冷山坡较为缓慢，两个斜坡有不同的开花时间，纯粹只因为生物物理原因。最初可能在冰川融化后有植物种群来到这两斜坡安家，他们无可避免有不同的开花时间，两个斜坡的植物开始在遗传上分离。因此，有各种原因分离是这样开始的。

第二类隔离机制在稍后发生：在**授粉后** post-pollination 或**受精后** post-insemination。植物和实际上在许多藻类和纤毛虫有「**自交不亲和** self-incompatibility」机制。这些都是通过识别分子来实施。配子生物学非常有趣。精子寻找卵子，卵子犹疑是否接受精子，在这层次还有许多择偶的事情。舍此或取彼。现在已相当明白这是由酶催化反应和蛋白质结构（**结合蛋白** bindin 和赖氨酸 lysine）来调节。植物的自交不亲和论点基本上是关乎近亲繁殖的成本以及自花授精的成本。

这些事情的发生是在这些事件之后：花粉粒落在花柱，开始沿着花柱向下朝向子房生长，花柱的组织检查是什么花粉粒；当花粉粒朝着胚珠生长，基本上是制造类似植物的东西，就是在这里执行自我识别。如花粉是来自同一植物，就会当时打死。

因此是有授粉后和受精后的隔离机制。在受精后，后合子 post-zygotic 隔离机制基本上是关乎活力，生存和生育。因此，一旦两个品种已分离至一定程度，**杂种不活性** hybrid inviability 或不育是常见的事。



骡



狮虎

最常见也可能各位都熟悉的骡子是驴和马的混合体，骡子是不育的。因此，驴和马之间杂交在演化方面没有寸进，因为从来没有孙子。我相信狮子和老虎杂交所生的狮虎也是如此。事实上雌性狮虎可以成功与雄狮繁殖。雄性狮虎是不育。

然而，在这阶段，相当远亲的植物往往能够杂交，通常不是跨越「属」或「科」的界限，但有时两个属的植物相互杂交，这可能表明分类法是错误的。但是，植物一般比动物更容易杂交，这可能是关乎其发育复杂性的差异。动物杂种不活性通常的原因是发育异常。



识别授粉导致品种分离

我提到要看一看前合子的例子。这是识别授粉导致品种分离。这里有两个耧斗菜品种，它们的地理区域可以重迭。留意两种花有很不同的颜色，这实际上是关乎为它们授粉那东西的大脑。



蜂鸟授粉



长喙天蛾授粉

飞蛾也有大脑？是的。授粉生物学家深知蜂鸟喜爱红色和黄色；如果看到白色花朵，一般可以打赌是由蛾或蝙蝠授粉。事实上，如果有机会在紫外线看看这些东西，会看到它们身上的有趣标记，有紫外线标记的花朵往往是蜜蜂授粉，因为蜜蜂在紫外线的视力特佳。所以这两品种是被授粉行为所分隔；请各位在脑海中想一想它们的祖先有相同颜色，然后如何能够变为不同。这会是随着它们专门于某一授粉者，是渐进步骤的过程。

生物物种的概念

在生殖过程的各个阶段，物种被各种机制分离。Mayr 提出生物物种的概念；**隔离** isolation 就是生物物种的概念。现在有许多其他的概念。列表提出一些物种概念，也是说明其实要试图逻辑性说明「物种」这个词，一直是系统发育生物学家难以处理的任务。事实上，有这样的列表已经是在衡量难度以及这问题的争议和分歧。

不同的物种概念
生物物种的概念：Mayr 的隔离概念。
识别物种概念：「双亲生物个体之范围最广泛种群，种群有共同的〔特殊的配偶识别系统〕。」(Paterson, 1985)

内聚物种概念:「范围最广泛之个体种群，具有通过〔基因和（或）物口交换〕达致表现型内聚的潜力。」(Templeton 1989)

亲缘物种概念:「不可再细分之生物群，诊断上与其他类似生物群全然不同，在生物群内有承先继后的模式。」(Cracraft 1989)

谱系物种概念:「独有的多个生物组群，独有组群的成员彼此紧密关连，甚于与组群以外任何生物...基种分类群...即是没有包含分类群的分类群。」(Baum and Shaw 1995)

演化物种概念:「单一祖先-后代传承的种群，维系着与其他类似传承不同的本身身份，有本身的演化趋势和历史命运。」(Wiley 1978)

基因物种概念:「可识别的个体组群，彼此接触时有极少或没有中间型产物〔作为基因频率空间的群集〕」(Mallet 1995)

推荐参考

赖伯琦:「物种概念」的争辩

邱献仪：赖伯琦老师之「物种概念的争辩」评论稿

赖伯琦：分子生物时代的「物种源始」—生物学中「物种概念」的发展与挑战

魏国彦:「物种观」面面观

这些定义每一个是从略有不同的生物学起点尝试定义物种，尽可能得出最普遍和有用的定义。而在有些方面，他们全都失败，这倒是颇为利索，因为这意味着有许多工作要做，但在某些方面他们也全是部分正确。

我已经谈到 Mayr 的概念。识别概念基本上是基于交配系统。物种是决定彼此交配的东西，这是 Hugh Patterson 的说法。亲缘物种概念:有各种方法检视生命树和决定什么组成物种。Joel Cracraft 说它是与其他生物群全然不同的生物群，有承先或继后的模式。他的说法基本上是〔生命树〕的上端，关系密切。

早在 1978 年 Wiley 说到 物种是祖先-后代传承的种群 维系着与其他类似传承不同的本身身份，有本身的演化趋势和历史命运。我不知道为什么他有最后的片语，稍微弄乱了概念。基本上，他是说演化树的分支有开始和结束，因此有时间期限；就是这样的事情。

Jim Mallet 提出基因集群物种概念，这是说如果能够掌握和检视事物的许多基因数据，想办法在遗传空间标绘出来，会发现它们形成不同的丛集，每个单独丛集就是一个独立物种。

在稍微不同的背景，以上每一定义都有用。正如我所说，当我们提到「物种」，我认为各自都点到一些意义。希望各位没有忘记我没有解答的问题，这就是我们要怎样做才形成物种？

比对物种的概念和标准

概念

生物、识别、内聚、亲缘、谱系、演化、基因性的物种丛集

标准

初始分离（不论成因）、内聚、单系、可区别

概念和标准

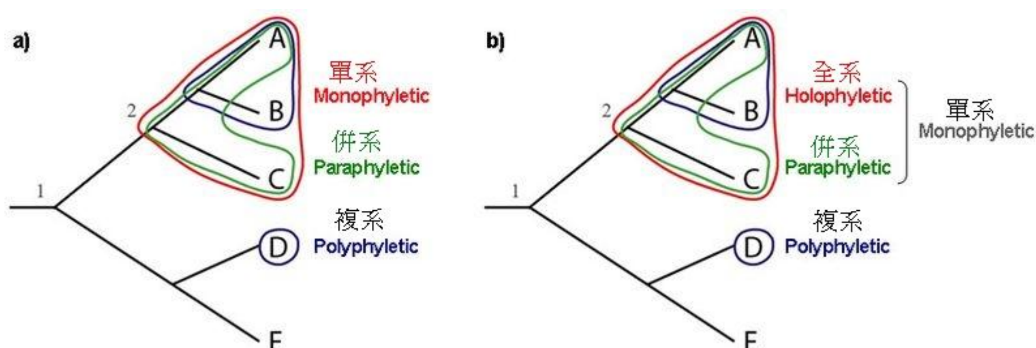
我知道这看起来有点怪异。为什么他们区分概念和标准？毕竟标准也是概念。这是因为他们试图在讨论的范围内明确他们在谈论什么。因此，概念或多或少是概括如何思考什么是物种，而标准是经验法则，决定这东西是否物种。所以，可以把概念视为抽象，标准是务实。

有了概念，又有一些标准可以适用于任何概念，其中之一会是为何物种分离？是否有初始分离？当然，要深入的话，可以看看原因；但也许最重要的就只是物种分离，不是为何。

可以看看物种在某种意义上是否内聚；「**内聚** cohesion」有不同定义，其中一个是「是否有基因混合」？是否彼此繁殖？所以内聚是与生物物种概念有些关系。另一个原因：种群的生物是否**单系** monophyly（单一起源）？这是说它们是否有共同祖先。

然后有「**可区别** distinguishability」的问题：能否实际上区分它们？讲座结束前会谈到隐藏物种，会发现它们是无法辨识，除了在基因水平。我们不能只是看着它们，看得出有任何区别。但对许多事物这是有用的标准。

物种的分离

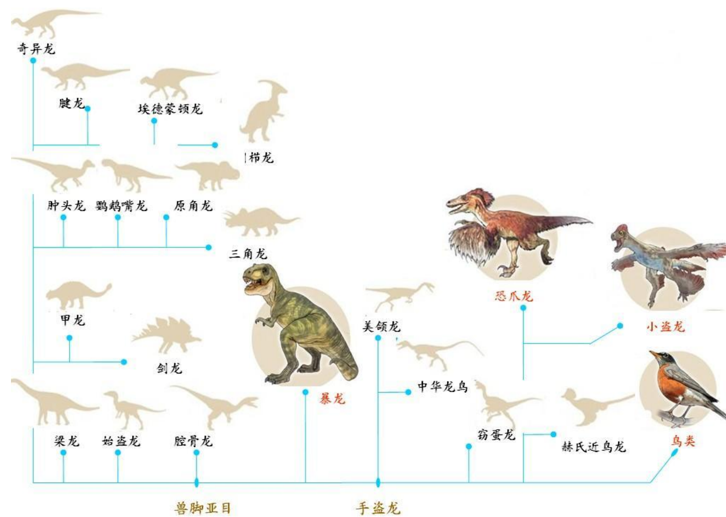


[111]

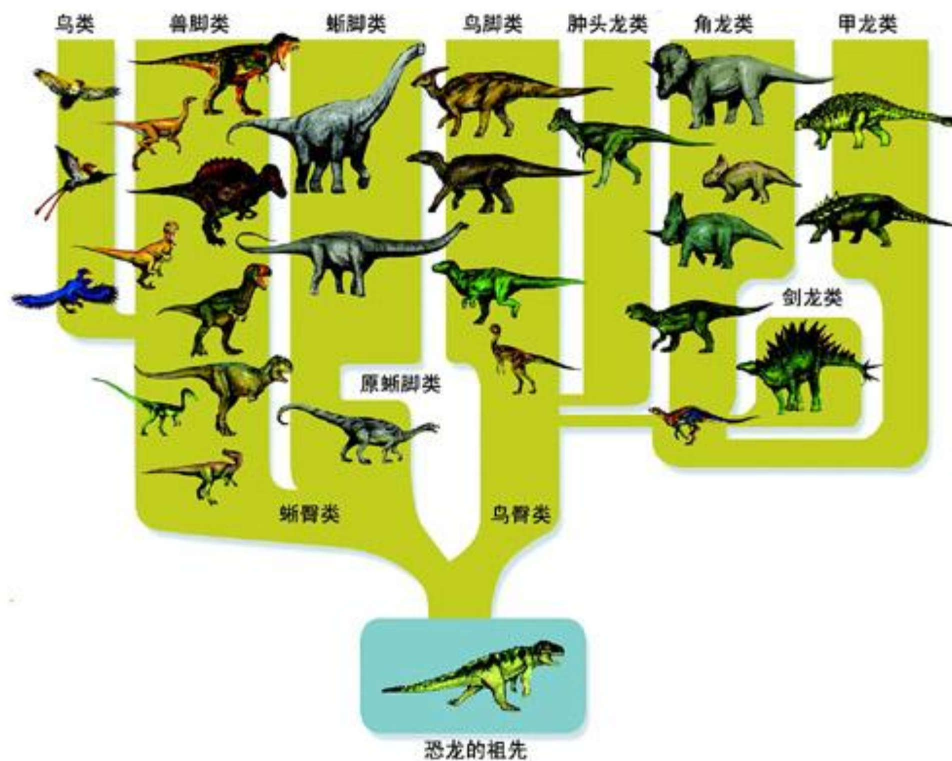
范例图的现存分类 A-E 是不同但相关的生物，线上的分叉点是共有的祖先。明显 A 与 B 的关系比与 C 紧密。D 和 E 与 A, B 和 C 那一组的关系是相等的密切，因为 A-E 的最后共同祖先是在分叉

[111] http://schaechter.asmblog.org/.a/6a00d8341c5e1453ef0134881fb25b970c-550wi

点 1。共有祖先的后裔是「分支 clade」，或称为单系，即是红线区的 A, B, C 和祖先 2。相对来说，没有共同祖先的分类称为复系，即是 A, B 和 D。并系包括共同祖先，但忽略了一些后裔，即是 A, C 和祖先 2，但忽略了 B。分类学的术语并不统一，所以 (2, A, B 和 C) 这分支可称为 a 图的单系或 b 图的全系；更麻烦的是 b 图的单系包括并系。在 b 图的扩大定义，复系之外的全是单系；单系=全系+并系。[112]



[113]



[114]

---

[112] 這段解釋節譯自 http://schaechter.asmblog.org/schaechter/2010/10/of-terms-in-biology-monophyletic-paraphyletic.html

[113] http://cdn.cocimg.com/webroot/upload/attached/2011-01/31/20110131120100_13042.jpg

单系 monophyly。单系群的东西都有共同祖先，而这共同祖先不是任何其他组群的祖先，组群的任何东西都是从这祖先传承而来。因此一切东西来自这共同祖先。鸟类似乎都有一个共同祖先，早在白垩纪从恐龙群分离出来，可能早一点在侏罗纪。所有哺乳动物在早期从生物组群分离出来，其后代包括恐龙以及很多其他同一级的东西。

相对于单系群，**并系群** paraphyletic group 不包含成员之最近共同祖先传下来的所有事物。是的，这一切都有共同祖先，但不包括共同祖先传下来的一些其他东西，这被排除在外。例如，把鱼类当作自然组群是错误，因为四足动物传承的祖先是与鱼类的祖先相同。因此根据定义，两栖类、爬行动物、鸟类和哺乳动物都应称为鱼类。

因此需要不同的词语来反映关系的历史。爬行动物 reptile 不包含鸟类和哺乳动物。定义爬行动物，要真正准确参考生命树或是精确的系统发育树，这个词其实应该包含鸟类和哺乳动物。究竟是怎么一回事，这是因为我们日常语言的文化发展，是先于科学发现表明组群之间的自然关系，因此，日常语言有嵌入错误。所以要划出这些区别，指出错误。提到并系群，就像是说这是错误。

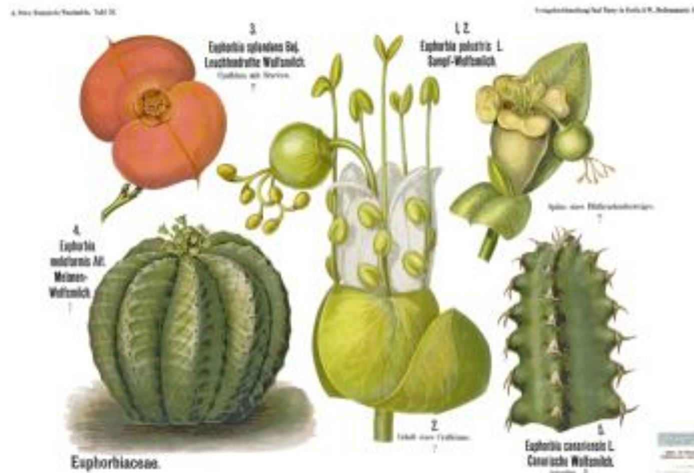
还有**复系**（多系）polyphyletic，这是另一个错误；复系传承自多个祖先，这些祖先也是划分为其他物种分类的祖先。举例来说，Linniaeus 称为蠕虫的所有物种都是高度复系，包括软体动物；因此也包括章鱼和鱿鱼。


大戟科


仙人掌科

如因为旧世界（欧亚）的大戟科和新世界（美洲）的仙人掌科看起来是一样，把它们当作同一组群，那就错了；它们实际上是远房亲戚，趋向类似仙人掌类形式；它们有些近亲看来不什么像仙人掌。所以，这样的群体应分类为复系。

[114] http://www.lnkp.gov.cn/huashi/UploadFiles_4013/201102/2011022515200501.jpg



大戟科[115]



仙人掌科

对这三种区别是否有任何问题，还是已经解释清楚这些差异？这是重要的一点，很简单但重要。

最终是 Kevin De Queiroz 融和了物种的概念和标准。人们为了物种概念争论，喋喋不休，他想停止有关概念的争吵，试图以建设性的方式解决，尝试让研究向前走。他提出：「让我们看看能否同意，不是每一个人都同意；让我们看看能否同意从起源到灭绝，物种是整个种群层次的传承片段。」因此，物种是有时间的期限，是在种群层次，可以在生命树描绘。

而标准不是概念。标准是标示物种存在的各个阶段，实际上并不确定这物种是否一个物种。当物种在生命树开始演化，若是能追随这些经历和标示这些物种标准，完成全部这些标准时就会得出完整的物种。

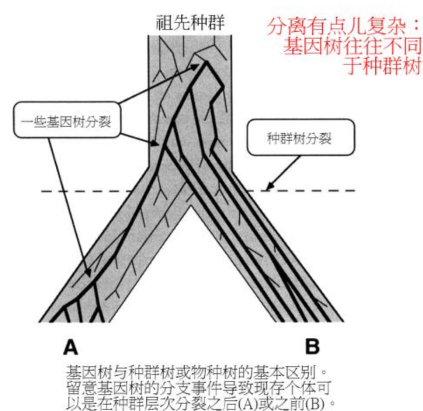
有什么标准？有**分离** separation，有**内聚** cohesion，而内聚可以是由实际或潜在杂交造成的遗传。可以是识别的内聚；可能是潜在配偶的各方可以识别彼此是潜在配偶。可以是活力和生育能力的内聚。因此有后合子的兼容性；这包括了很多植物物种，非常重要。

---

115 http://www.botany.wisc.edu/garden/UW-Botanical_Garden/garden_images_3/Euphorbiaceae.jpg

可能有生态内聚。这些东西生活在同一栖息地，同时以一个生态单位过活，这样做很可能是因为它们实际上是在种群内繁殖。顺带一提，在同一地方彼此保持分离，是两个独立物种的很好标准。有两种事物虽然在同一时间和地点彼此持续相遇，但依然保持分离，这是非常好的迹象表明它们是分离的物种。

另一标准是单系：物种共有最近的共同祖先。区分物种可以利用稳定的形态差异，或利用表现型空间的表现型从集，或利用基因型空间的基因型丛集；表现型的丛群比独特型态较为量化。



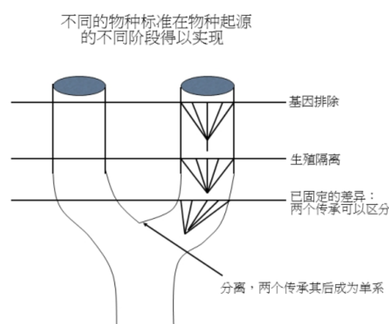
基因树与种群树或物种树的基本区别。
留意基因树的分支事件导致现存个体可
以是在种群层次分裂之后(A)或之前(B)。

稍为带前到一些关于物种形成的遗传学，这图片表明**基因树** gene tree 基本上与**种群树** population tree 不同。物种形成时，事情的发生是沿着生命树，有一个分裂和两个新分支。可以想象每分支有成千上万的生物。

这些线条显示在种群分裂之前，基因树可以先分裂，并在种群分裂后继续。所谓基因树分裂实际上有多个可能性。其一是在位点发生突变，种群有了两个不同的等位基因，可以由不同过程继续维持，最终各自走上不同分支。这是一种可能性。

另一种可能性，是即使在这里也有基因复制，所以现在有两个不同版本的基因，两者都正在某些方面被使用。它们是有功能的，不是必然成为伪基因，其中一个副本的后代，实际上在这情况下两个副本都会走到两个分支的基因复制事件。因此可能是这样。

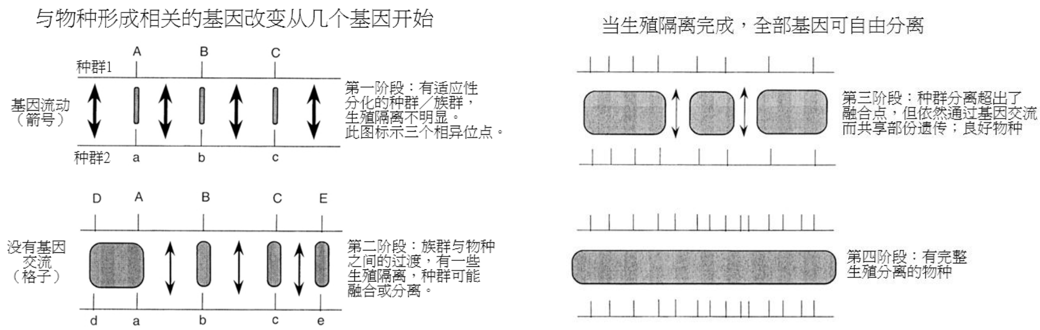
如第二副本取得功能的过程在这一段时间依然继续，其实是可以想象即使失去一个副本，生物还有可以有功能。无论如何，关键是回头试图找到不同基因或不同等位基因的最后共同祖先，很可能基因的最后共同祖先比物种的最后共同祖先有更久远的时间，因为物种有很多基因。



这过程有一个分离点，在此之后每一传承分支都会是单系。下一阶段，一些基因固定下来，；在这一阶段这些物种可以利用基因来区别，可以分辨两者，因为这两个传承分支各有基因版本。

随着这些遗传差异积累，它们后来在下一阶段繁殖方面会彼此隔离。如两个物种的两个个体相遇，它们不可能有活下来的孙子。生殖隔离可以发生在三个不同阶段。生殖隔离发生的顺序实际上可能是我提出顺序的反向；第一次是后合子隔离，然后是后受精隔离，最后是前合子隔离。

完整的基因隔离，就不可能有杂交。有了生殖隔离，就不会有任何杂交，但可能有一些失误。所以一般是生殖隔离之后才有完整的基因排除这最后阶段。这是有点不完美。



看看**基因组** genome，这最好利用果蝇，因为它是很好的模型生物。如果你想做这些研究，芝加哥大学吴仲义教授是这方面研究的权威。想象图片的 A, B, C 是基因组的标记，吴教授认为当物种形成刚刚开始时，若是检视整个基因组，在两个种群之间基因组很多地方有基因流动。

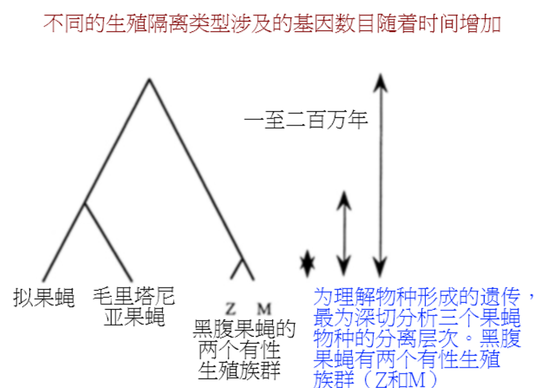
第一阶段的种群或族群可能有不同类型的适应。这阶段没有任何生殖隔离，在这三个位点有大量重组，三个位点实际上可以来回移动。因此 A 和 a 可以来回移动，B 和 b 也是如此等等。

在第二阶段，基因交流开始有一些阻碍，这正处于族群与物种，族群与亚物种之间的过渡层次，有一定程度的生殖隔离。在这阶段种群可以融合或分开。格子显示再没有交流的基因组部分。

如果看看基因层次，这生殖隔离的起源是渐进过程，不会一下子出现，开始时是在基因组的部份，然后持续；当这在发展时，在某些位点还有一些基因在交流。我认为交流依然在进行的部分，是对杂种不活性或配偶识别没有重大影响的部分。开始停止的部分是与分离的三个层次任何一个有关。

当生殖隔离完成，所有基因可以自由分离。种群已经超出它们能够融合的地步，而它们是很好的物种；第三阶段依然有少许杂交在继续；第四阶段它们完全分离，再没有基因流动。

不同的生殖隔离类型涉及的基因数目随着时间增加



	第一阶段	第三阶段	第四阶段
	Z-M 对赛	拟果蝇与毛里塔尼亚果蝇对赛	拟果蝇与黑腹果蝇对赛
有性生殖行为	≧15	没有可比较数据	没有可比较数据
雄性不育	= 0	≧120	＞ 200
低活力或雌性不孕	= 0	＜10	＞ 10
生殖器形态	= 0	≧19	没有可比较数据

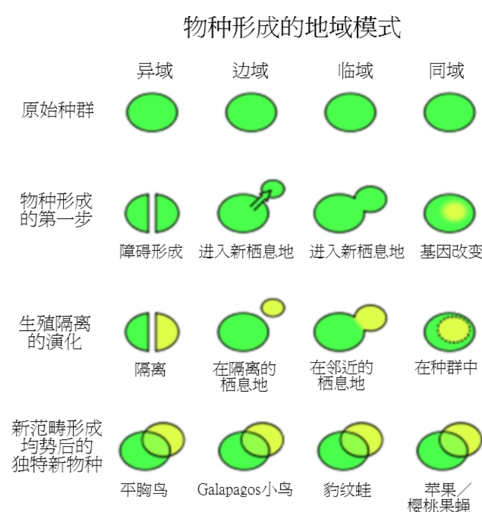
列表显示物种分离各层次中形成物种形成不同特质的基因估算数目。只计算至少在一些遗传背景中有重大影响的基因。第一、三、四阶段的定义参见上图。

吴仲义的研究是利用拟果蝇，毛里塔尼亚果蝇和黑腹果蝇的两个有性生殖族群，都是在非洲。他检视这些物种的基因组，看看有多少当地基因是在那里有分离，以及这些基因是为了什么而编码。黑腹果蝇的两个有性生殖族群是最近才分离，大概是五万或十万年前，两者的差异全都是在有性生殖的行为，例如雄蝇振动翅膀有多快。

第三阶段是在拟果蝇与毛里塔尼亚果蝇之间，大概是五十万年之前，开始留意到有许多不孕不育和低活力或女性不育基因，以及生殖器形态的变化，致使上锁与钥匙机制是不相容。回到一二百万年前的分离，看到更多基因是在这些类别；不育和低活力在积累。

物种的形成

新物种确实如何诞生？我们从现代演化遗传学回到四十年代，五十年代和六十年代有关物种形成的论点，这些论点很多是关于地域的物种形成。达尔文强调**异域物种形成** allopatric speciation。Gulick 研究夏威夷和波利尼西亚蜗牛的物种形成，他强调异域物种形成。**同域** Sympatric 和**临域** parapatric 物种形成是在六十年代和七十年代出现的事物。异域意思是不同的地方，同域是同一个地方；临域是彼此相邻。



看过吴仲义的分析，从遗传来说最初只有少数基因发生变化。因此，即使基因组有三万五千基因，四至五个基因已足以驱动物种形成，因此这正是它发生相当迅速的原因。在生殖隔离之后，这些基因的改变意味着所有其他基因会分离。物种的好标准就是多个物种生活在同一地方，在同一地点，同一时间相遇，但仍然各自独立。

看看示意图这些名词的含义。异域物种形成先有原始种群。然后形成一些地理或地质障碍，它们开始在隔离中分离，于是开始有不同颜色；之后可能重聚，但不会再繁殖，因为彼此已分离甚远。



传统的大规模例子是平胸鸟，是南半球大陆不会飞的鸟，包括鸵鸟，鹤鸵（食火鸡），鸸鹋，鶆鸵，马达加斯加象鸟，新西兰恐鸟。这些雀鸟都可以说是起源于在 Gondwana 板块[116]的共同祖先， Gondwana 因板块构造而解体时，这些祖先生物顺着板块走。它们永不能飞，永不能游。它们实际上乘坐岩石便车来到不同的地方。还有很多其他东西可以形成障碍。山脉可以上升，改变了江河流域；流域可以改变。生物飞到海洋岛屿，形成生殖隔离。



边域物种形成，意思是邻近的地域。种群的一些生物四周行走，走进邻近的区域。论者认为 Galapagos 朱雀可能在一个岛上形成物种，一些可能走上山，有些在海岸停留。



临域物种形成。大概是同样力量推动美国东部青蛙的物种形成，而这过程仍然继续。举例来说，美国东部海岸豹纹蛙，可以在康涅狄格州和纽约州繁殖无碍。青蛙覆盖的范围相当大，从加拿大到东欧的格鲁吉亚。若是尝试把魁北克青蛙和格鲁吉亚青蛙配对繁殖，不会成事。但是沿着这条路线可以有杂交繁殖，原则上魁北克的基因可以在格鲁吉亚落户。因此，根据生物物种的定义，它是一个物种，但实际上它是身处分裂的过程。顺便说一下，在冰川融化后，这模式得以重新建立。青蛙北移，这模式已在过去一万二千年前已经建立。

同域特别有趣，因为争论炽热，Ernst Mayr 的几位博士生起来反对他；其中一位是 Guy Bush。同域物种形成的意念：在同一大片土地生活，在同一时段相遇的所有生物，其中一个种群可以依着小片土地的生态进程而分裂。



最初的例子是在同一果园有苹果树和樱桃树，在苹果生活的果蝇会转移到樱桃。后代生活在那一种水果，水果气味就烙印在它们的脑海，它们长大后倾向走到那一种水果；因为它们是在水果表皮上交配，于是形成生殖隔离，开始出现分离。苹果果蝇的同域物种形成实际上已经有记录和跟踪，发生在美国密歇根州。稍后会看到另一例子是非洲湖泊鱼类，似乎有同样事情发生。

---

[116] 译注：地球原为一大板块 Pangea，后来分为南部的 Gondwana 和北部的 Laurasia。Gondwana 在白垩纪时分裂飘移成为现今的南美、非洲、马达加斯加、南极洲、澳洲、纽西兰，以及印度、阿拉伯、土耳其等。

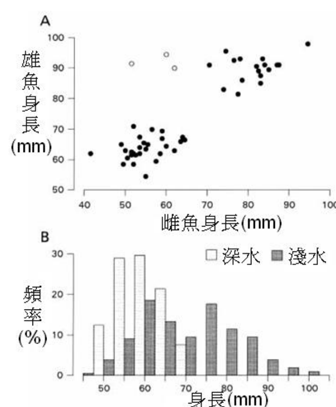
把实验性演化问题从微演化问题推到宏演化问题，并不容易，因为根据定义，宏演化描述的现象是在较长时段发生。不过，有人企图在实验室产生物种形成，大多数是短命的果蝇，我总结一些实验证据，看看人们在实验室如何实际能够创造新物种。

如在异域进行分离的选择是把种群一分为二，不让它们之间有任何基因交流，然后在一个种群某方向强烈选择一个性状，在另一种群某方向强烈选择一个性状，实际上可以导致生殖隔离开始演化；可以在几百世代进行。如在异域同一方向中选择，似乎不能成事。

如果破坏在同域中杂交的事物，然后在同域中以分歧方式选择，通常一般可以做到。所以是可以在实验室启动物种形成的过程；只需要在同域中摧毁任何试图使其分歧两种生物之间的杂交，并从不同形态方向选择这两种生物。但如以分歧方式选择时没有破坏杂交种，这几乎不能成事。这是物种形成的实验生物学，有相关文献。西班牙有这方面的研究。

最近有一些近期的演化理论讨论同域物种形成是否可能，而这似乎是可能的；如可以有不同栖息地的分歧选择，连同本身生态类型的偏爱交配，这可以迅速发生。这理论主要应用于鱼类，应用到加拿大卑诗省湖泊的刺鱼，也应用到非洲湖泊的慈鲷。

正在進行的同域物種形成：喀麥隆的慈鯛



淺水大魚



深水小魚



留意魚眼

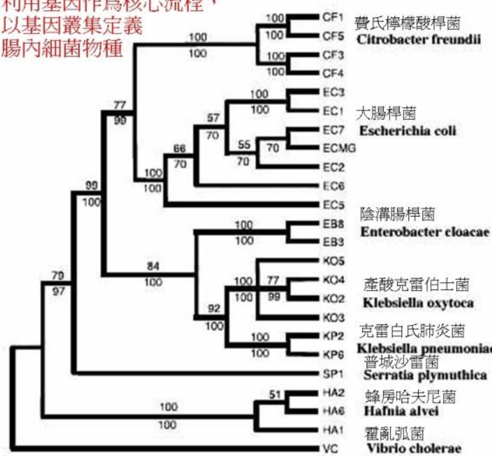
生活在喀麦隆一个湖泊有两种慈鲷（丽鱼）是最近来自共同祖先，往往作为同一物种。上图是雄鱼和雌鱼的身长，有两个从集和几个中间从集：有一些小雄鱼和雌鱼，也有一些大雄鱼和雌鱼；往往在深水层找到小鱼，浅水层找到大鱼。

看看浅水层和深水层的大小鱼频率，可以看到只在深水层找到小鱼，深水层也有少数大鱼，但大多数是在浅水层。较深水域较为黑暗，会发现生活在较深水域的小鱼已演化出较大的鱼眼，这些鱼也开始有一些生殖隔离。

这是不同生态环境的情况；有在深水栖息地比浅水栖息地更为需要的不同觅食和感官专门化。小鱼可能吃食湖底的蜗牛，大鱼可能摄食中层水域的浮游生物。有充分理由两个鱼群不相互交配，因为中间表型的生态方面表现不及大鱼小鱼，吃食蜗牛或摄食浮游动物不如小鱼大鱼。

这就是传统的生态物种形成假说。加拿大卑诗大学 Dolph Schluter 写了一本着作。有大量文献，很多人对可能有一些同域物种形成在进行的想法有兴趣。

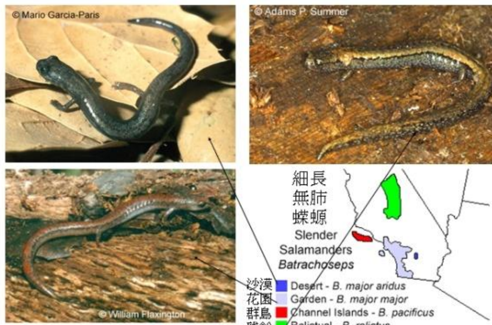
以上看到这些物种标准应用在一定范围内的生物是相当不错，另外还有基因型从集之类，真正解决无性生殖和隐藏物种的问题。以下介绍这议题。



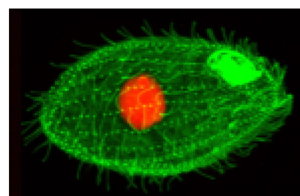
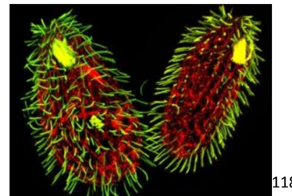
这议题最有用的背景其实是细菌。有一大堆肠道菌群，都是非常精通于水平基因交流。它们的基因组有约 30%是经常交换，相当自由，所以在这生命树有很多重组。但这些细菌的管家基因的水平交流不是那么好。

有一个基因的核心组群，负责能量代谢及建造核糖体和细胞壁及类似东西，实际上形成的核心不参与水平基因交流。只专注于这基因核心，就会得到完美的系统发育树。这形成基因从集。如果包括正在水平交换的 30%，整个事情变得非常模糊。因此，如专注于基因核心〔管家基因〕，这「基因丛集」的定义很好适用于细菌。

隐藏物种



伯克莱大学的 Dave Wake 研究的美国加州无肺蝾螈有辐射形分布，有庞大数目的物种和当地形式，有许多要细看基因序列才可以识别。一些蝾螈种群常见有隐藏物种。珊瑚饲养的藻类也常见有隐藏物种。建造珊瑚礁的珊瑚有共生同住的藻类，而珊瑚族和海藻族有很多隐藏的多样性，从外观不能区别。外间世界还有许多这样的多样性。

 [117]  [118]

隐藏物种最有趣的例子是四膜虫。这纤毛虫有十个形体的形态完全没有区别，在一亿年前有着共同祖先。因此，这是物种不变性的很好例子。它们仍然看来是相同。

不过，它们的 DNA 序列有颇大程度的分歧，有趣的是即使它们看起来完全一样，建立这些结构的蛋白质已经分歧。似乎有强大，保持稳定的选择维护着它们看来相同，即使基因和建造基因的蛋白质已经分歧。所以这是极为隐藏，外面的世界有类似的隐藏物种。

---

[117] http://www.nsf.gov/news/mmg/media/images/tetrahymena1_f.jpg

[118] http://www.nikonsmallworld.com/images/gallery2005/fourbythree/5000_ImageFile1MH_Br.jpg

总结

首先，演化生物学家想出了一堆不同的物种概念。盲子摸象的故事：一人摸着象鼻，说这是绳索；一人摸着象腿，说这是树干。他们都有略有不同的观点；他们强调进程的不同方面。

在思考物种树时，有用的是记住物种只是整段从整株大树其中部份；思考基因家谱时，记住物种是单系种群，有别于其他类似的单系种群。

以逻辑区分两个群体，并称之为不同物种，要考虑的标准可能是分离，内聚，单系和可解折的程度；是否真的可以区分？刚刚已提到有些差异只能在 DNA 序列看到。这些标准是传承分歧的阶段。

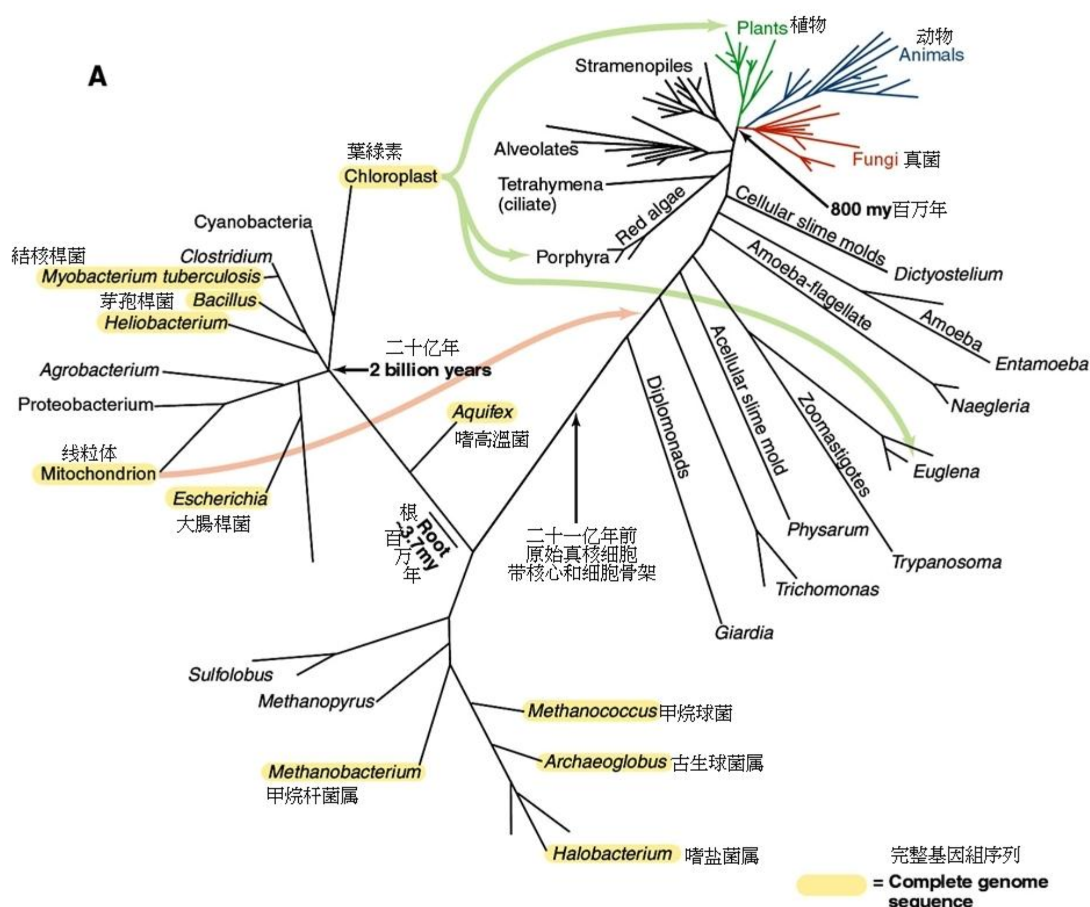
物种形成涉及的基因，开始时数量很少，可能只需要影响杂交子代不能存活的某些方面，或是配偶选择和行为的某些方面，也许只是改变拍翼的频率或类似事情。但是，随着时间推移，所涉及的基因数目增加，以及其他类型的生殖隔离机制开始演化。然后还有这些非常隐秘的物种，只能在遗传空间中识别为各个丛集。

如果你对这些东西感兴趣，2009 年 1 月 20 日出版的《遗传 *Heredity*》有十篇文章是关于物种形成的遗传。Jerry Coyne 和 Allen Orr 有物种形成的新作。还可以寻找 Trevor Price, Dolph Schluter, Sergey Gavrilets, Ulf Dieckmann, Michael Doebeli 各人关于物种形成概念的最近著作。下一讲讨论生命树采取这一基本要素，即是分支的分离，并开始探讨系统发育系统学。

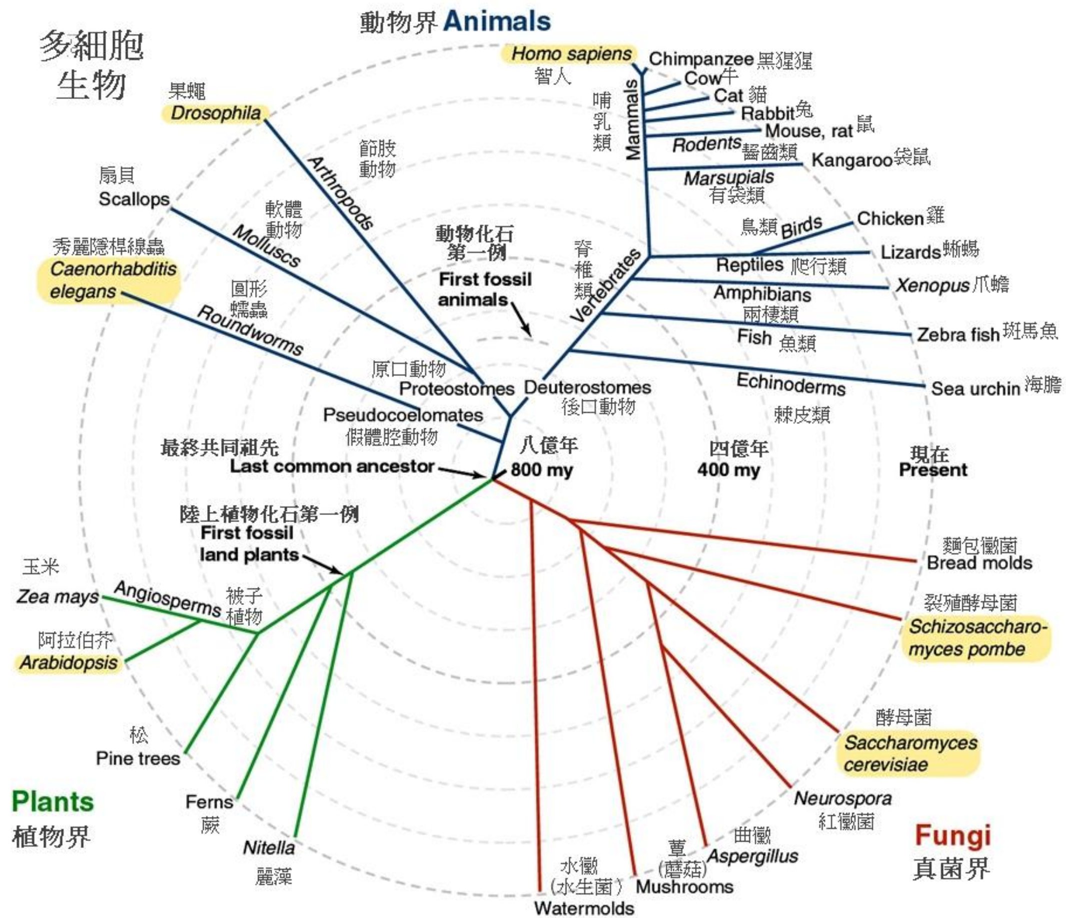
第十五讲：谱系学和系统学

今天讨论**生物谱系学**[119]phylogenetics 和**系统学** systematics，有以下的结构。我会提醒大家生命树是什么样子，然后提出**分子系统学** molecular systematics 最近一些令人惊讶的结果，激发这讲座；我会涉及谱系学的基本概念，以及如何建立谱系树。不会很详细，但希望足够让各位对涉及的议题至少有良好感觉。

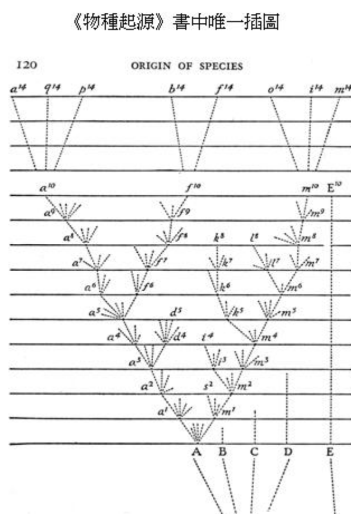
这是第一讲的生命树图片，表明约三十五亿年前已经开发了三大分支。花时间看看这两张图片，第二图是第一图右上角部份的放大图，想一想这告知我们生物学方面有多少。



[119] Phylogenetics 简体惯常译为「系统发育学」或「系统发生学」。「发生」有本身的既定意思，「发育学」容易和「development 发育」混淆，而且不能准确表达这门学科的内容。词汇本來就有意思清晰的「谱系学 genealogy」，phylogenetics 译为「生物谱系学」应该很很清楚吧。



这提供了非常基本的关系结构，说明哪些东西有共同祖先，为何会期望它们是这一形式，而不是另一形式。在我们的脑海中，它为我们可能发问的问题定下数以千计的比较。它提供非常有用的总体结构。但问题是演化生物学家实际上是如何得出这图片？他们是否还在修改？答案：他们利用推理的方法，这是我今天要素描的；他们还是在修改。



这图片不是一成不变，自从第一次有人试图写下来就一直在修改。这些都只是工作上的假设；随着新资讯加入，我们会做到更好，更完善，但现在已有重大修改。

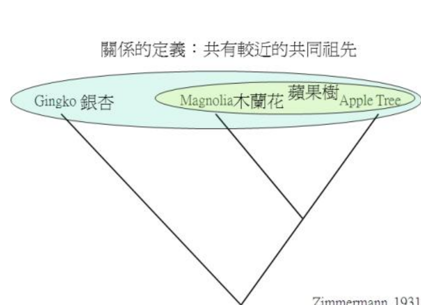
达尔文在《物种起源》谈到生命树：「这是真正奇妙的事实，因为我们熟悉而很容易忽视的奇迹：在所有时空，所有动物和所有植物是彼此有组群关系。任何纲(class) 的几个从属组群不能顺序排列，但似乎是围绕着多个点，这些点又围绕着其他点。如物种是独立创建，就不可能解释这种分类…**同纲生物的附属关系有时以大树形式表达**。我深信这比喻在很大程度上是真实…萌芽绿枝代表现有物种，老枝代表长期以来的灭绝物种…幼芽生长带来新芽，生机勃勃，枝叶繁衍；代代之后，雄伟**生命之树**之死枝残干已沦为地壳[化石]，地面之上皆为蔓延分支和美丽后果。」（131-132 页）

达尔文以美丽的维多利亚式散文，幻想了生命树，这是他的著作唯一图片，他认为这是真正重要。他画了草图，意思是指出很多事物已经灭绝，而通过传承和共有的共同传承可以定义彼此的关系。

他可以即时看到生命树没有给出的，还有待发现。他说：「我们的分类在可能范畴内会成为族谱，然后可以真正给出所谓创造的规划。当我们眼前有明确对象，分类的规则无疑会变得更加简单。我们没有血统或徽章；我们必须借助长久以来继承的特质，发掘和追查大自然族谱的许多传承线索。」（457 页）

物种没有条形码，额上没有名字，也不会说明与谁有关系。我们必须追寻。实际上，谱系学花了很长时间才落实清晰的逻辑和清晰的方法。一直有这些概念，但直到约 1965 至 1970 年间才落实，随后持续约二十年有庞大争议。现在似乎已尘埃落定，往事如烟，但与我同龄的一辈人仍然记忆犹新，因为我们见证这争议。

略为总结争议的结论，各位要留意在不是太久远的过去，这还是极具争议的科学范畴，因为有了 DNA 序列数据以及用于确定关系的强大数学和电脑方法，才有长足发展；当时的争议是究竟应利用那一个。

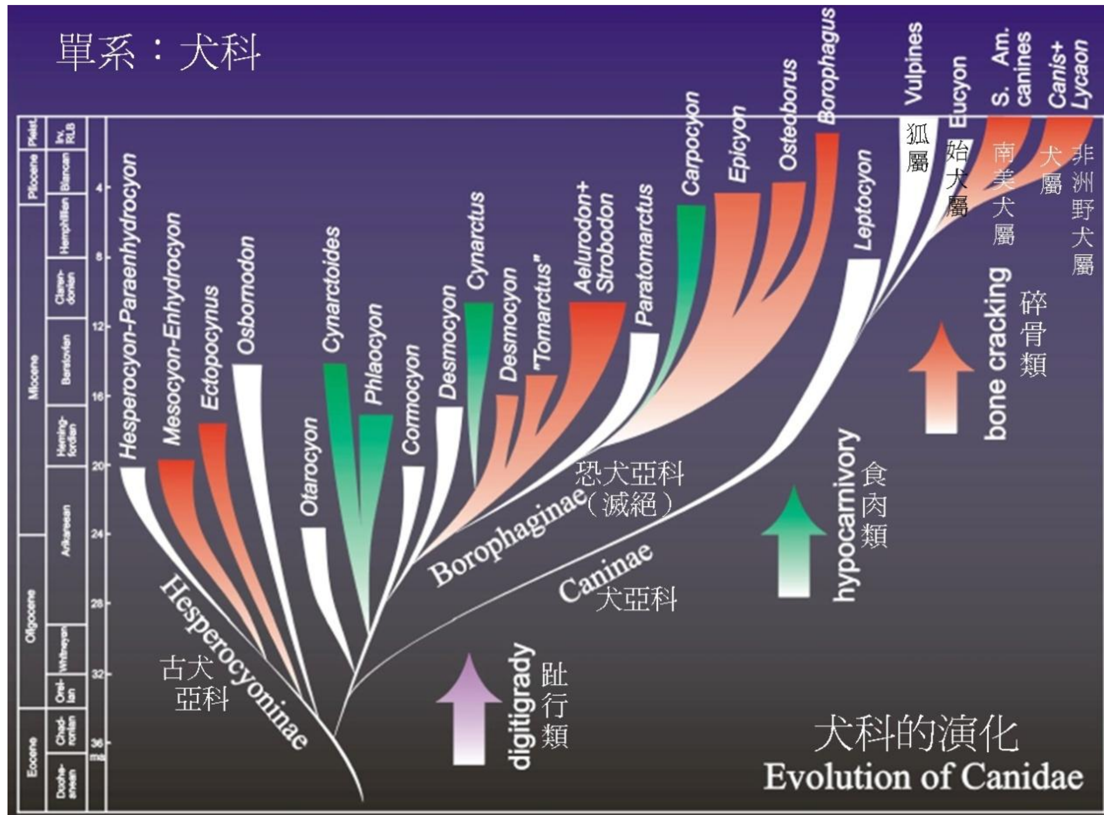


Zimmermann 走出第一步，以简单草图说明：关系的定义就是分享最近的共同祖先。因此，木兰花和苹果树彼此更密切相关，而不是银杏，因为木兰花和苹果树在生命树连接的时间点，是后于它们与银杏连接的时间点。这看起来是非常简单的想法，但直至 1931 年由 Zimmermann 定为原则才清楚说明。

重复上一讲的词汇。**单系群** monophyletic 包含来自共同祖先全部后裔组群，没有不是传承这个共同祖先的后代；**并系群** paraphyletic 不包含传承自最近共同祖先的全部物种；**复系群** polyphyletic 真的是大杂烩，这些生物基本上各有本身的演化路线，被错误混为一堆。

这推理方法的基础是**同源** homology 和**类比** analogy 的概念，在十九世纪初期由 Richard Owen 定义，在达尔文的《物种起源》之前。Owen 是英国伦敦的伟大形态学家；「**同源**」概念基本上是两个或多个物种有相同的特征，因为它们都是同一共同祖先的后代。祖先有这特征，它们也有。

非同源相似性 homoplasy 或**趋同** convergence：生物形态彼此相似，但不是因为共同祖先这理由。DNA 中同一序列的突变，将导致非同源相似性。因此，在决定谱系时，同源性有帮助，非同源相似性制造混乱。




森林狼[120]


圣伯纳德犬[121]


奇瓦瓦[122]

犬是一个很好的单系群。右上角是犬属和非洲野犬属，近亲是南美洲狼。森林狼是犬属，所有家养犬只都是狼的后代；这是迅速演化的好例子。狼能否在五千年变成圣伯纳德犬和奇瓦瓦？可以做到，但要有艰难的繁殖。



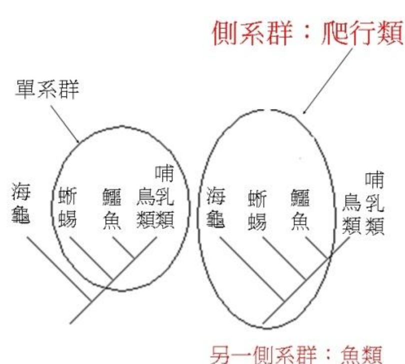
我的同事 Armand Kuris 住在 Santa Barbara，决定要创造自己的种族，想创造世上最丑陋的狗，命名为路易斯安那州沼泽狼狗[123]。他花了六代。这狗真的很丑，已经在美国养犬俱乐部注册。

可以利用狗只快速繁殖。当然，这样的时间尺度甚至不能放在彩图顶端的白线。有趣的是，图中所有这些东西已经灭绝。

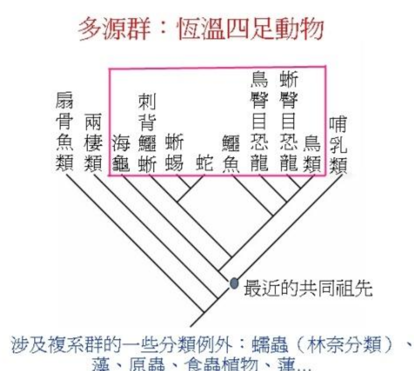
[120] http://www.junglewalk.com/animal-pictures/609/Timber-Wolf-1242.jpg
[121] http://www.breederretriever.com/photopost/data/549/medium/saint_bernard.jpg
[122] http://www.txlcschool.cn/news/fileup/images/chenrl2009338113.jpg
[123] Louisiana Swamp Dog 圖片：http://www.remember.org/wdphotos/swampwolf.jpg

彩图有一些小标记颇为有趣。在「犬亚科」的分支有趾行犬，即是它们从此开始追逐跑得快的东西，而演化影响犬只一如影响马匹，用脚趾奔跑的开始被选择。用脚趾奔跑令它们后肢更长。它们后肢更长，因为用脚趾奔跑，不是直接用脚垫。碎骨类犬只可以吮食骨头的骨髓。

这是很好的单系群。可能看不清楚大事记。事情约在四千万年前始新世开始。犬属约有五百万年的历史，大概和智人一样古老。



爬行类是侧系群，包括海龟，蜥蜴和鳄鱼，但没有鸟类。因此爬行类是不准确的术语。蜥蜴，鳄鱼和鸟类合为「单系群」，但没有概括性的日常用语[124]。顺便说一句，鳄鱼筑巢和保卫家园，婴儿鳄鱼孵化，像鸟儿一样的「啾，啾，啾。」鳄鱼和鸟类之间的关系是根基稳固的。



复系（多源）群。如恒温四足动物定义为一组群，这包含鸟类和哺乳动物。看看红线区内的生物与鸟类更密切相关，而不是与哺乳类。因此，如定义鸟类和哺乳类是一个组群，这是伪组群，因为在谱系方面与哺乳类相比，鸟类与很多生物息息相关。图片整个组群是复系，有两个不同的源头。


仙人掌


大戟科

若是把非洲和南美洲看起来像仙人掌的植物放在一起，这是复系群的另一例。南美洲的是仙人掌 cactuse，但非洲的是大戟科 euphorb，看起来像仙人掌。Peabody 博物馆有展品，两者并列。这是复系群，它们趋同走在一起。

[124] 上一讲补充资料的「全系 holophyletic」就是这定义。

同样，鸟类和哺乳类这些恒温动物是趋同。祖先没有温血，演化了两次，一次演化为哺乳类动物，一次演化为鸟类。我知道以前有温血恐龙，不是很清楚。

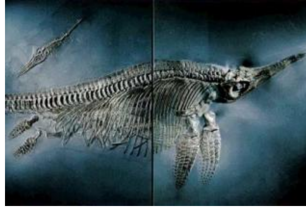
「**同源** homology」是核心概念。图片是海龟，人类，马，鸟，蝙蝠和海豹的前肢。这些生物涵盖颇多的四足动物，生活在陆地的脊椎动物。可见这些结构的各部份是可以匹配。仔细研究会发现它们全都在祖传状态，可以看到演化如何改变了结构的比例，改变了厚度，但没有改变它们彼此的空间关系。

事实上，研究它们的发育，会发现脊骨长出同样的神经连接肢体的相同部分，在演化时间内所有这些状态得以保留。同源异型盒(HOX)基因控制生物发育，不同 HOX 基因控制肱骨，桡骨，尺骨或指骨的发育；这些基因的 DNA 序列实际上是同源。因此，形态的同源性背后是分子的同源性。

看看分子序列，有一个基因在人类称为无虹膜，在果蝇称为无眼；这些不是 DNA 序列，这是蛋白质序列，因此这些是氨基酸；六十个氨基酸只有六个是不同。这两序列 90%相同。有搜索算法，如 BLAST，可以寻找这些相似性。如果有候选基因或候选蛋白质序列，可以把搜索条件输入到搜索引擎，找寻其他物种的其他基因。这样就可以检视分子同源性。

果蝇的同源 HOM 复合体和人类同源异型 HOX 复合体有良好的分子同源性：染色体的基因序列，以及这些基因在发育方面控制的躯体部份，在人类和果蝇是类似，这实际上结合以上所见的一切。这就是共有祖传的信号，就是这样的分子信息用于构建更广泛的生命树。因此，这些信号连结节肢动物，环节动物，软体动物，棘皮动物和脊索动物。

类似 analogy 或**趋同** convergence 是误导的信息，因为这意味着天择把各自演化的生物塑造成为共同形状，而这些生物的姐妹群和亲戚没有这些形状。海豚和鱼龙的梭形躯体非常相似，这是因为有强大的选择，为了在大海迅速游泳和追逐鱼类和章鱼；海豚和鱼龙都是如此。



「类似」有更深层意义。海豚是活产胎生。鱼龙也是如此。德国 Tübingen 南部有博物馆，藏有世上最多的怀孕鱼龙藏品，可以看到鱼龙刚好分娩时的化石[125]。它们往往有双胞胎，甚至三胞胎。

因此，「类似」的定义是两件事物看起来很相像，尽管它们有很多亲戚看起来相当不同，在生命树相距甚远。所以，海豚与袋鼠比起鱼龙更是密切相关，而鱼龙与蜂鸟更密切相关，不是海豚；尽管它们看起来相似。这就是「类似」。

掌握了 DNA 序列和逻辑，可以做很多分子系统学研究，发现有一些令人惊讶的关系，因为类似和趋同已经覆盖了关系，或是因为演化已经大大改变了这些动物的外观，很难看出它们与谁有关。

以下是一些我的见解。其他人有不同见解。



猪笼草



毛毡苔

舌形虫以前是神秘的生物群体，后来发现与鱼虱密切相关。一直以来有**食虫植物** carnivorous plant 这组群，一直以为猪笼草和毛毡苔（茅膏菜）有关系。这些植物非常适应生活在低氮环境，但依然要有氮制造蛋白质，于是杀死昆虫和其他生物来取得氮。其中一些甚至可以杀死小青蛙。因此人们认为可能有一个自然组群在祖先环境演化出这些能力，所以它们是彼此相关。但它们不是。已经有多次这样的事情。

鲸鱼来自何处？不是很清楚。人们可能以为鲸鱼或许与海豹相关，或是其他水生哺乳动物，像水獭。但海豹，水獭是食肉动物；原来鲸鱼，包括齿鲸，勤于食肉的海豚和抹香鲸都是**蹄类动物** **ungulate**。以前，蹄类动物四处吃食植物，进入水中后停止吃植物，开始吃食鱼类，吃章鱼；有一些滤食性动物吃食很多甲壳类动物。



美国梧桐[126]



枫叶[127]

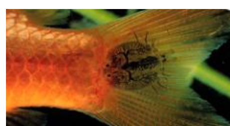
[125] http://cas.bellarmine.edu/tietjen/images/ichthyosaur.jpg

美国梧桐传统上用来装饰欧洲的广场。夏天在义大利或法国，闲坐看世界，可能就是坐在梧桐树下。梧桐的叶子看起来像枫叶。梧桐树的白树皮有斑点，只是看树叶，会以为梧桐树与枫树相关。它们不是。梧桐其实与睡莲更密切相关。

深藏在 DNA 序列有颇多惊喜，没有明显的形态；这些不仅证明了分子系统学的力量，也证明了天择的力量改变了生物的形状，改变的方式深刻改变和创造有关「关系」的各种不当印象。



舌形虫爬满在鳄鱼的上颚，生活在鳄鱼和狗的鼻子，不喜欢以人类为居所，你不用太担心这恶心，令人毛骨悚然的爬虫。它实际上看起来像甲虫的幼虫或类似的东西，看起来有点像黄粉虫（面包虫）。它有环节，内部结构很有趣。



原来舌形虫与鱼虱[128]最密切相关，事实上是它们躲藏在鱼虱。大概是鳄鱼吃了鱼类，摄入鱼的寄生虫；寄生虫想到：「天啊，我要如何适应鳄鱼？」它离开宿主鱼，停留在鳄鱼嘴巴，爬上鼻子，就可以生存；基本上就是这回事。


猪笼草


毛毡苔

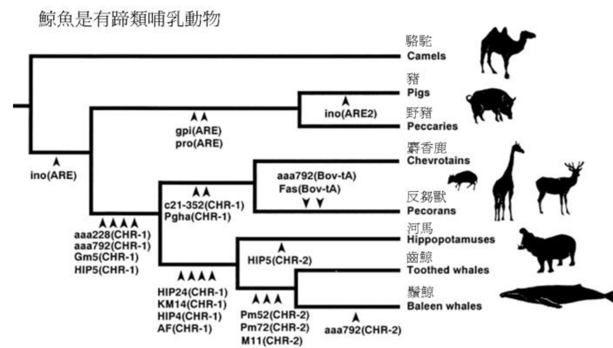
这是两种食肉植物，是复系群。猪笼草已独自演化至少三次，捕蝇的毛毡苔至少有五次。有两个猪笼草组群是毛毡苔姐妹群两个分支的姊妹组群，其他的有其他姐妹群。实际上这些是非常酷的植物。

要收集很多猪笼草，世上热点是婆罗洲，这不是偶然的。婆罗洲岛上土壤贫瘠，非常，非常缺氮；生活在婆罗洲的树木和灌木，许多有特殊适应化修改，以应付这种低养份环境。

像捕蝇草和毛毡苔这些生物，往往在沼泽中生长，养份也非常差。在耶鲁大学附近的 Bethany 沼泽就可以找到。这是冰川退却后留下的锅形湖，薄层植被在湖面生长，植物长在水中，养份很差；那里有捕蝇草生长，捕捉苍蝇以取得蛋白质。

---

[126] http://texastreeplanting.tamu.edu/treepictures/sycamore.jpg
[127] http://national-flowers.info/wp-content/uploads/2010/08/Canada_State_Flower_Maple_Leaf8.jpg
[128] http://www.nhm.ac.uk/resources-rx/images/argulus-japonicus-host_65069_1.jpg



这是生命树的一大块，显示有蹄类哺乳动物的辐射形分布。可以看到无论是齿鲸和须鲸都是有蹄类哺乳动物的分类，最接近的近亲是河马。大概三千五百万年前，河马祖先进入海洋；生命树标记有一些基因沿着这些特殊路线改变，这就是这些关系的讯号。

要记住：外表是骗人的，要有检测工作。如何检测？如何建立谱系树？在我发表之前，各位有那些最喜欢的谱系？

助教 Jeremy 最感兴趣的是「买麻藤目」，与开花植物无关。由于买麻藤目有双受精，这是植物或开花植物非常有趣的创新。实际上，银杏树是裸子植物（例如松树）的买麻藤目。这些认识是来自 Burleigh 和 Mathews [2004 年发表的论文]。

如何建立谱系树

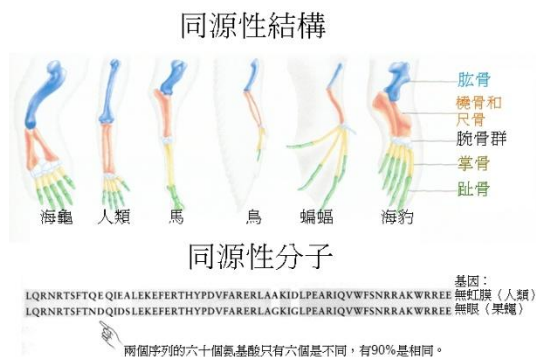
谱系树不断变化，是在移动的目标，变得更好。基本分支的移动不多，但在上端动作多多。那么，如何建立谱系树？

这一点很重要。要有一些特征；性状的状态。可能是核苷酸序列。可能是生物是否有鳞片或毛，也可能是否有三或四腔心脏。可能是很多事物。因此要有特征，要有不同的状态。提供信息的特征是**共有衍征** shared derived characters（衍生而来的性状状态，源自最近的共同祖先）；给出谱系信息的特征是组群全部成员共有，但与祖先不同。

要定义「衍生」，可以与原始状态比较。原始状态是以前的状态，衍生状态是现在的状态，这是在生命树某处，没有谱系树不能比较。所以这是矛盾。没有谱系树，无法确定谁先谁后，因而无从知道特征两极化。特征两极化，是在一系列性状状态的两极之间，知道那个状态是原始，那个是衍生。有方法可以摆脱这逻辑困境。

其一是检视所有可能的谱系树，选出最简单的，这是艰巨的计算问题。这是简约，逻辑的原则，不是经验的原则，也不一定是演化的运作方式。但由于有很多可能的谱系树，选出最简单的就是说：「我们是如何处理我们的无知。」

或许可以选出最可能看到观察所见特征的谱系树，这就是所谓最大可能性原则。事实上，在谱系学的电脑程式和理论论据，这是两个主题，有许多方法以各种方式把它们结合。

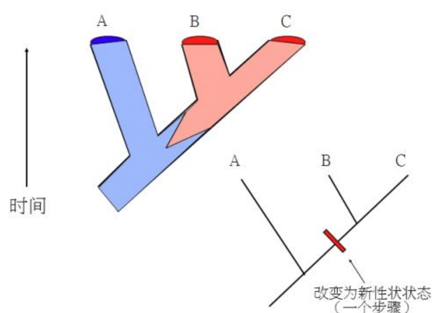


略略讨论点**共有衍征** shared-derived characters。重复前肢不同部位的彩图。前肢顺序有肱骨，桡骨，尺骨，腕骨和掌骨，对辨别蝙蝠和海龟没有帮助。四足动物都有这性状。因此，寻找在这些部位的生物，无助于区分海龟，鲸鱼或海豹。它们全都有，不能说明它们是否彼此密切相关，因为它们都是得自共同祖先，不是衍生而来。

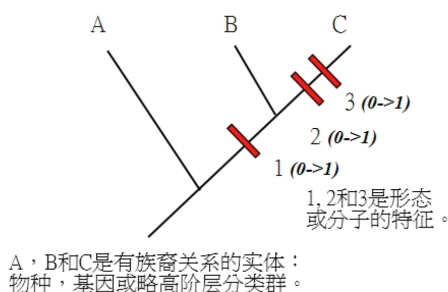
但是，这结构区分四足动物与叶鳍鱼类。所以谱系树这一点成为组群的有用共有衍生标记;这是我们非常有信心认为四足动物是完整组群的理由，脊椎动物不是多次离开水世界。在这方面，这标记着在共同祖先只出现了一次的性状，由它们共有，最接近的近亲都没有。

这术语源于希腊文，就是所谓**共有裔征** synapomorphy」：syn 是「共有」；apo 是「衍生」；morph 是「性状」；synapomorphy 就是「后裔共有的衍生性状。」。

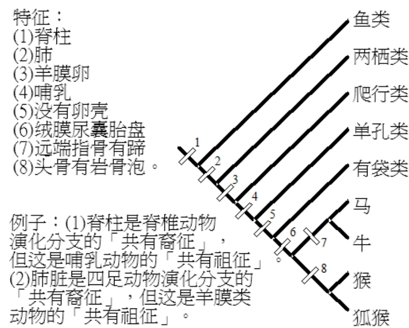
有一堆重要的东西。只是看来相同，无济于事。共有和衍生的性状是带有信息的性状。共有什么？衍生什么？有什么信息？全视乎背景，视乎是在谱系树那一部份



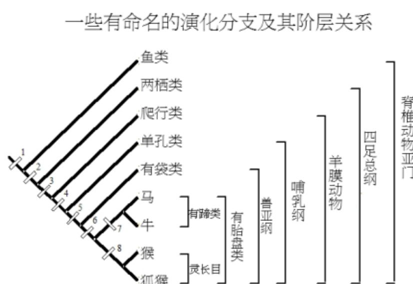
略谈建立谱系树。演化是极其复杂，有很多事情。假设 A 有一性状是处于祖传状态，而 A、B、C 之间有性状的新状态在演化。祖传状态是蓝色，新状态是红色。这标记是性状开始发生变化，然后在种群中蔓延，到了这一点变化被固定下来。



A，B 和 C 一般是物种，但可能是有其他事物：可能是基因，也可能是「属」或「科」或类似的东西。1, 2 和 3 是特征，可以是形态，也可以是分子。惯例以 0 标示祖传状态，衍生状态标示为 1，箭头表示由祖传状态走向衍生状态。上图基本上说明性状 1 在 A 和 B 之间从祖传状态改变为衍生状态;其后在 B 之后有 C 的衍生，而 C 有多两项变化。这就是图片给出的信息。



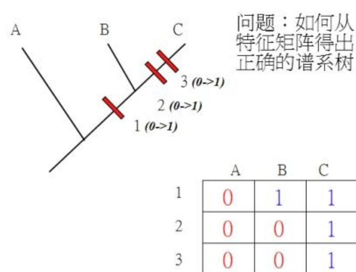
图片是有趣的脊椎动物谱系图。脊椎动物谱系图某些组群有一些古怪的名字：例如爬行类不是真的爬行。利用脊椎动物的以下特征：脊柱，肺脏，羊膜卵，哺乳，没有卵壳，绒膜尿囊胎盘，远端指骨有蹄，头骨有岩骨泡；沿着斜线才可以看到这些特征区分各个组群；有蹄类哺乳动物包括马和牛就是这样一回事。



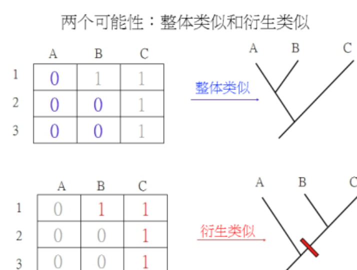
脊柱是脊椎动物的共有裔征，这里有一大堆。但如只看哺乳动物，这是祖先性状，不是衍生性状，是共有的原始性状，是共有祖征，不是共有裔征。特征 2 是肺脏，是四足动物的共有裔征，但在羊膜动物是共有祖征。因此，一个性状究竟是「共有祖征」或「共有裔征」，要视乎它在生命树的位置，以及发挥的功能。

谱系树与命名之间的关系。理想情况下，这关系应是完全清楚和毫不含糊；知道命名就知道这生物在谱系树的位置。这是很难的事情，实在是太困难了，致使现在有准备全部推翻林奈分类法。这是由耶鲁大学一些人在带领：本系副校长 Michael Donoghue 和地质与地球物理系的古生物学 Jacques Gauthier 教授。他们努力制定一套命名方法，能够标明生物在谱系树的完整位置。这会是长长的电脑代码，不是像「智人 Homo sapiens」这样的林奈命名。新命名包含更多信息，可能只适合存储在 iPhone，或是任何取代人类记忆的东西。

理想的话，这些术语将映射到自然的关系，实际上映射这些自然的关系。因此，灵长目动物和有蹄类动物是包含在有胎盘的哺乳动物。兽亚纲哺乳动物包括有袋动物，而哺乳动物包括单孔目（多刺的针鼹和鸭嘴兽）。在这两者和有袋动物之间有了雌性生殖道演化，因为单孔目仍然下蛋。然后羊膜动物会包括所谓爬行动物，这实际上是鳄鱼，蜥蜴，蛇，龟。四足动物包括两栖类，然后脊椎动物也包括鱼类。因此，这是自然的分类，这是生物分类命名应关连全部优秀系统学的途径。



如何从特征矩阵实际得出正确的谱系树？暂且只是想弄清楚生物是否相关，还谈不上谱系树。有三个物种，有三个特征；在这个例子，祖先特征是 0，衍生特征是 1。

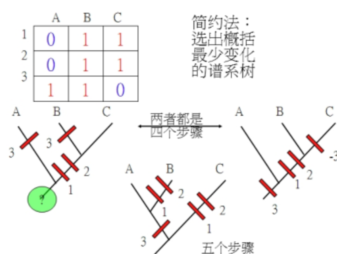


这特别的特征矩阵是符合以这种方式绘画谱系树，然后在〔方格〕记录过渡。当特征 1 从祖先过渡至衍生，它在 B 和 C 改变了；当特征 2 和 3 从祖先过渡到衍生，只有在 C 才改变。能否看到谱系树与矩阵相关？



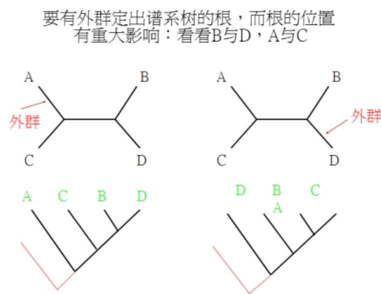
看看整体相似，A 和 B 共有五项祖先特征。A 的性状 1, 2 和 3 都是祖传状态。B 有祖先性状 2 和 3；这得出右边的谱系树。看看衍生相似，会得出右下的生命树，留意树上发生的事情。整体相似是误导；右下谱系树是共有衍生性状的亲缘关系，把 B 的姊妹从 A 移至 C。

如果生命是这么简单。生命从来不是简单。性状给出的信息可以相互冲突，经常如此。上图是没有冲突的特征矩阵，下图是有冲突的特征矩阵。如只计量性状 1 和 2，一切平安无事。但计量特征 3，特征 3 似乎表明 C 有祖传性状。开始看起来 C 将是高度衍生物种。但是查



可以选出最简单的谱系树，即是最少变化的谱系树。以上三个谱系树都符合这个特征矩阵。自行试试在图上绘制所有这些变化。基本上谱系树指出性状 3 改变了两次：曾在 A 和 B 各自改变了一次，所以是沿着这些分支从祖传状态改变为衍生状态。而性状 1 和 2 是在 A 与 B 和 C 之间起变化。再试一下，就会发现这些谱系树确实符合特征矩阵；但一个要有五次变化，而这两个只需要四次。

得出的结论是只凭着简约法，这些谱系树可能只有一个是正确。要真正解决这一类问题，只有通过获取更多数据。获得的数据越多，就越有可能吻合真正的谱系树。我想指出世上可能没有足够数据涵盖地球的所有动物。换句话说，最终还是有悬而未决的东西。



根从哪里来？这些都是无根的树，决定祖传状态在那里，大大影响谱系树。对不起，翻译时有点搞砸了。其实 A 是在这里，然后是 D, B, C，选出这个作为根，而不是那个，把 B 与 D 的关系改变为 B 与 C 的关系；这是 B，这是 C，这是 B，

外群 outgroup 从何而来？如何决定根应该在那里？要决定这问题，要有更大范围的较大谱系树。必须有一些其他类型的信息来指出外群可能是什么。实际操作时，有时人们看到选出一个外群是否实际影响谱系树的形状。他们报告：「我们尝试在谱系树把这个那个作为外群，得出这些结果。」



有了特征矩阵，想找到最简单的谱系树。一种方法是彻底搜索。有两个终端分类群：B 和 C。选出 A 作为祖传条件，它不是现有物种。A 就是所谓「外群」，是与祖先的链接。只可能有一个谱系树。如果有三个终端分类群，B 和 C 都可能是 D 的最近亲；或是 B 和 C 作为它们的最近亲。

问题：如多于一些分类群，可能的有根树数目庞大	
分类群数目	**可能的有根树数目**
4	15
10	34,459,425
20	8,200,794,532,637.891,559,375
...	...
500	$1.0084917894 \times 10^{1280}$
几年前运算九个月，评估了约 23,665,598,816 个有合理数目特征的谱系树。有方法可以绕过这问题，无需检视全部可能的谱系树。	

如果有四个终端分类群，天啊！忽然间有这么多，令人困惑。如果有五百个终端分类群，就有 1×10^{1280} 个可能性。这是可能性的组合爆炸。在 2003，2004 年，超级电脑运算了九个月，理清合理特征数目的所有可能谱系树。如果有五百个物种以及合理的特征数目，等待九个月都只能计算这些谱系树的极少部份。最近似乎略有寸进，但进度不多。

有各种启发式方法来绕过这问题。有办法跳入树的空间，得出局部近似，然后把事物分支。《纽约时报》上周在达尔文的生日报导，生物学家最近已能够发布 11,000 种植物的谱系树；这是由耶鲁大学 Stephen Smith 和 Michael Donoghue 的研究小组完成；他们制作了超级谱系树，利用这些近似技术来拼凑许多较小的树。还有应用各种标准，多么的好。顺带一提，Stephen 发现蕨类仍在迅速演化；真好啊。这里面有许多其他东西。

因此，谱系树不是现成的，需要去发现。谱系树的带信息特征，是共有和衍生的特征。因此，外表是骗人的。只是看来相似，就是资料不足。同一特征矩阵可以制作很多谱系树，应选择最简单的，这意味着有最少变化，或是选择最能扩大实际看到的事物的观察概率，或是那些标准的一些组合。下一讲利用这些方法，看看如何从中推断历史。

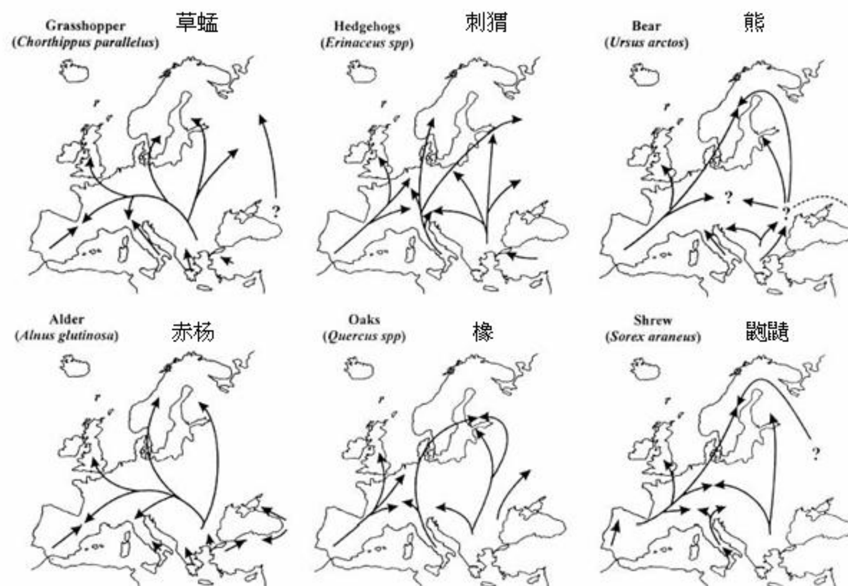
参考阅读：程延年：恐龙、鸟群与支序分类学

第十六讲：比较式方法：树形图，地图和性状

今天继续谈论上几讲的谱系树；这是宏演化基本概念三个入门讲座的最后一讲。第一讲是关于物种形成，明白生命树分支从何而来；第二讲概览如何建造谱系树，看看整棵树如何放在一起。这一讲把树放上地图，或是把性状放上树，或者同时进行会发生什么事。这基本上是现代意义的比较生物学。

讲座首先利用谱系树和地理历史回看时间，然后把性状映射到谱系树，得出一些令人吃惊的结论；把性状谱系树放上地图，看看这如何诉说加勒比群岛上蜥蜴的演化生态。最后是比较生物学的重点，物种不是独立样本，因为它们不是独立样本，要有特别方法来计量生物在生命树演化的频率。因而看看相关物种的种子在日照和阴暗处如何生长，以及如婚姻关系持久，是否应对配偶贞忠。

后冰川时期在欧洲的拓居路线：
一万二千年前从西班牙，义大利和巴尔干半岛开始

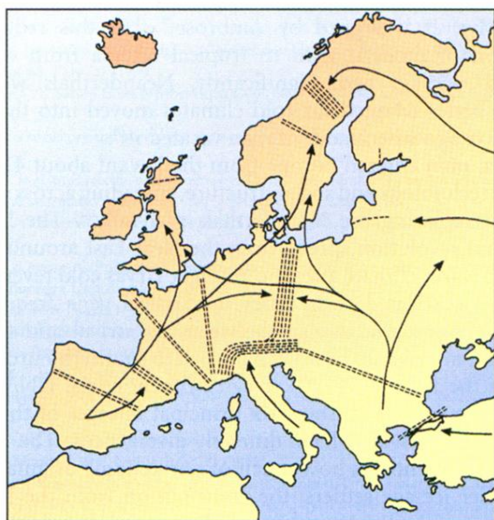


从Godfrey Hewitt的研究开始，这是冰川融化后在欧洲发生的事情，欧洲在最后一次冰期的情况。冰川从斯堪的纳维亚半岛伸延至德国北部和波兰，英伦海峡没有水，因为大量水被大陆冰鞘锁住，地球的海洋水面下降约一百米，当时有冰下冻土地带由爱尔兰一直延伸到法国，再通过俄罗斯去到西伯利亚。

这就是所谓「猛犸的脚步 Mammoth Step」：现在北欧可以找到的动物当时向南部撤退，迁进冰期避难所：一个在西班牙，一个在义大利，另一个在希腊和巴尔干，以及小亚细亚。可以从图上标示的不同生物采集线粒体 DNA，重建它们在那里渡过冰河时代，以及如何回到北欧。

举例来说，大部分北欧蝗虫来自巴尔干半岛，在西班牙逗留的蝗虫未能通过〔西班牙北部〕比利牛斯山脉。刺猬通过了比利牛斯山脉，传遍法国，比利时和荷兰，大约在这里遇上从义大利北移的刺猬，也有一些来自巴尔干半岛。

有趣的是熊也活得不错，走过了比利牛斯山脉，来到斯堪的纳维亚半岛，在瑞典北部遇到一些来自乌克兰，从黑海北部出走的熊。



重复而平行的杂交带（缝合带）是后冰川期重新入侵的遗迹

这是欧洲一些知名的杂交带位置图，指出在斯堪的纳维亚半岛，中欧和阿尔卑斯山脉有重要的集中地；〔西班牙北部〕比利牛斯山脉和东欧巴尔干半岛也有集中地。这些缝合带之形成，是因为冰期避难所，后冰期扩张率和地理障碍。南部地区有更多细分。[129]

因此，利用线粒体 DNA 谱系是可以重组动植物在地球上迁移的历史，了解为何一些地方有杂交带。事实上欧洲有一些杂交带，经常见到杂交生物；它们存在是因为种群回来后与一些在冰河期被隔离的种群杂交繁殖。

举一个我相当熟悉的例子，十三年来我都去瑞士阿尔卑斯山脉东部，义大利边界北部或是奥地利边界南部，那里几乎每种开花植物都是杂交种。旅游指南只是一团糟，太可怕了。非常困难确定你看到什么。你看到大图片就可以理解。对这样的事情有兴趣，可阅读 Godfrey Hewitt 的好文章以及他引述的文献，都是很好的资讯来源。

人类的情况又如何？以下的图片展示一万年前左右发生的事情。以下几张图片取材自 Cavalli Sforza, Paolo Menozzi 和 Alberto Piazza 的精美著作《人类基因的历史和地理 *The History and Geography of Human Genes* (1994)》。基本上他们试图把庞大的遗传信息压缩在地图上；他们采取了数百个基因的基因频率，利用统计分析把它们压缩成几个因素，然后把这些因素绘制在地图。这本书有大量细节。如果注意力集中在特定区域，可以看到义大利巴勒莫有一个维京人基因的热点，维京海盗以前曾占领西西里岛等等有趣的东西。

[129] 资料来源：Hewitt, G. 2000. 〈第四纪冰期的遗传遗物〉*The genetic legacy of the Quaternary ice ages*. 《自然 Nature》405: 907-913.

可以看到的是基本上欧洲的人类人口分化，农耕民族从肥沃月弯（中东）向北方和西方浪潮式蔓延。这是在追赶着五、六千年前在中东地区开始的农业扩张，把凯尔特人赶走，被压缩在爱尔兰和英国，以及法国的布列塔尼，等等。

欧洲基因图



（蓝）Lapps（斯堪的纳维亚半岛原住民）

（棕）居于德国北部，斯堪的纳维亚半岛和英格兰的德语人

（蓝灰）法国，威尔斯和爱尔兰的凯尔特语区

（绿）地中海中部

（橙）俄罗斯南部

注：农耕民族从中东向外扩散，希腊与土耳其基因互相渗透，从黑海和里海区域向外扩散，波兰和立陶宛有斯堪的纳维亚半岛的痕迹。

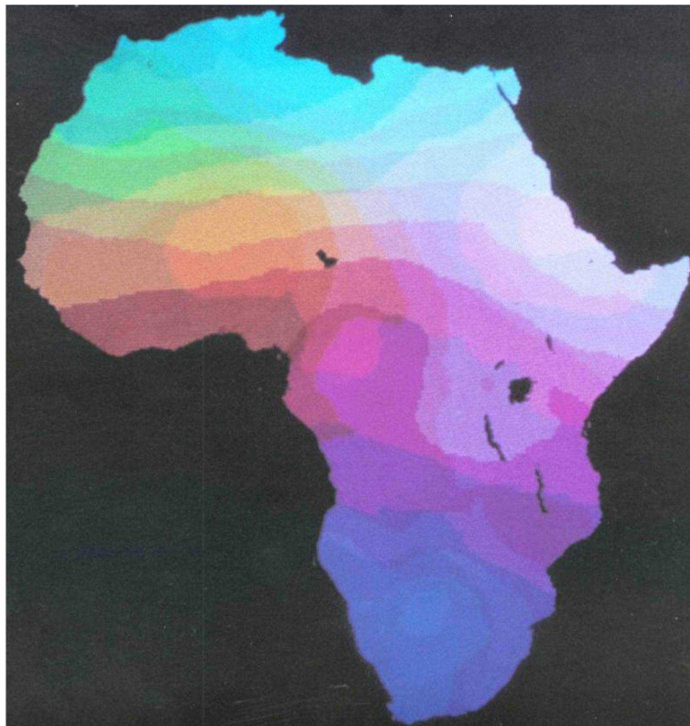
鸣谢 Luca Cavalli-Sforza 提出概念，Paolo Menozzi 提供地图。

看看非洲，高加索种北非人曾入侵非洲，沿着阿拉伯-尼罗河流域扩张。红色部份是从喀麦隆扩张的班图人，顺带一提，他们大约一千年前迁徙经过这里，班图人迁徙到东非是相对近期的事情。

如果一直有留意刚果的战争，以及胡图族与图西族之间的冲突，胡图族是班图人，图西族是尼罗族人，可以看到尼罗族和班图族在中非的大湖地区混合一起。这样的地图让你多点儿理解发生的事情。

有一个橙色点遗迹，那是马里以前的王国，在廷巴克图附近。

非洲基因图



（绿）高加索种北非人

（红）非洲黑人

（蓝）布须曼人和何腾托人（皆为游牧民族）

注：

班图人从喀麦隆向外扩张。

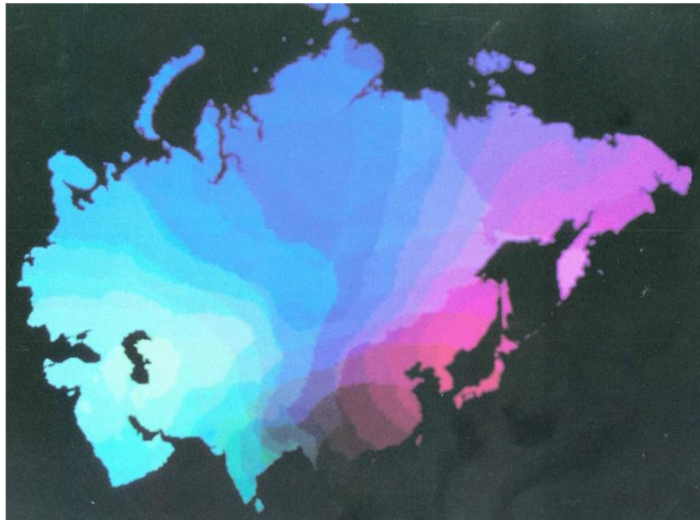
刚果东部，卢旺达，布隆迪和乌干达保留部落的遗传身份。

布须曼人和何腾托人被迫迁至非洲西南部。

阿拉伯–尼罗河流域民族深入撒哈拉以南非洲。

看看亚洲，游牧民族和农耕民族从中东，黑海和里海周围地区向外扩张，去到中亚；中国的农耕民族蔓延到南亚。东南亚有很有趣的人类多样性的热点，从印度一直到台湾，波利尼西亚人是从台湾出发，大约在五千年前；这已经由语言重建和线粒体 DNA 证实。这只是几星期前的发现。

亚洲基因图



（蓝绿)中东农耕民族以及黑海和里海区域的游牧民族向外

（蓝）西伯利亚草原民族被压向中亚。

（红)东亚农耕民族以及蒙古草原民族向外扩张。

（棕）东亚的印记。

注：农耕从里海向外扩张，东南亚的遗传多样性。

人类在地球表面迁移的历史，是写在基因里，在一定程度上可以重新发现。但这几百年来有了飞机旅行和杂交育种，不能再做出这样的研究。例如，我的儿子和从这里来的女生发展关系。多几代人是这样，就不可能重构这地图。

最近人类历史的主题基本上是一些组群扩大，但牺牲了他人；这往往以科技为主导，往往涉及农业。

Jun et.al. 2008, Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. Science 319: 1100-1104

Jun 等人. 2008, 〈从遍布基因组的变异模式推论全球人类关系 Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation〉《科学 Science》319: 1100-1104。研究〈人精基因组多样性委员会〉五十一个人口群体的 928 位互无关系个体的六十五万个常见单核苷酸多态性基因座。利用极高解像可以侦测个别人士的祖传和人口群体子结构。单倍型异合性和地理之间的关系，符合撒哈拉以南非洲单一源头的接连奠基效应的假说。这数据集是人类基因变异当今最完整的定性。

单倍型：一对双倍染色体的任一单倍体上的标记线性组合。

单核苷酸多态性(SNP) ：在单一位置的 DNA 其两股之间的差别。这差别要符合作为 SNP，惯例要求次等位基因频率(MAF)是 0.01 或更大。

上图已在第六讲展示，再拿出来是指出和提醒可以如何利用谱系树。现在可以取得人类基因组六十五万个位置的单核苷酸多态性基因座信息；有一篇文章就这方面研究 51 个族群的 928 名互无关系的人士。上图是这 928 位人士，下列的名字是 51 个族群；Y 轴是人类基因组的六十五万不同位置，全都压缩在一起，很难看到有任何区别。

可以看到有一定的遗传特征横跨这一点；某些地理区域的某些种类基因组。利用分子系统学把这些基因组构建谱系树，会看到现代人类谱系树最古老部份集中在非洲。这是传统的看法。这图片可能在 1995 年绘画，但这是 2008 年，十三年后；这谱系树很大程度上证明了这图画。可以把这谱系树映射在这地图，得出类似的东西。

血統和人口系統樹圖

B圖是五十一個人口種群的最大可能系統樹圖。
分支的顏色代表各大洲和地區。
＊號是系統樹的根，也是黑猩猩分支的位置。

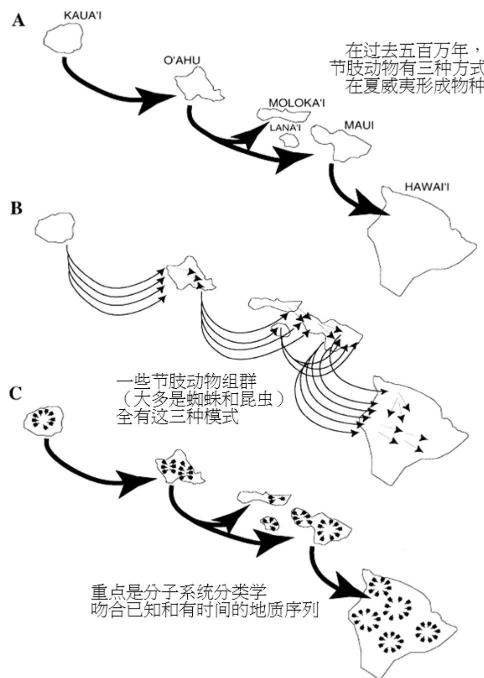
Jun et.al. 2008, Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. Science 319: 1100-1104

基本上看到我们走出非洲，在中东地区暂停，然后各组群走出了中东地区。一组进入欧洲，大约是四万年前，这是图中的绿色组群。其他组群向亚洲出发，蔓延到整个亚洲。这组群部份人在中国东部，日本和韩国定居，另一些人分散出去，有一部分（实际上是这分支较早期）通过巴布亚，新几内亚，进入澳大利亚，另一部分去了美洲新世界。因此，可以利用谱系法得出相当的洞识，理解我们本身的历史，以及其他植物和动物的历史。

夏威夷群岛的年龄（以my百万年计）

夏威夷群岛是有趣的测试案例。概览人类在全球范围扩张，实际上很难得到他们到达某些地方的准确标记。考古学有一些资料，有时可以从骨骼取得化石 DNA。但夏威夷群岛案例至少在五百万年的规模内有非常精确的地质时期。

例如，我们知道 Kohala 山最古老的岩石有四十三万年的历史，而 Kohala 岛最古老的岩石上有五百一十万年的历史，那是因为这些岛屿是建构在一个热点，由朝着箭头方向的板块承载。实际上可以知道这岛屿坐在这板块上有多久。这很好，因为可以把谱系树放上地图，感受到不同分支点的可能时间。

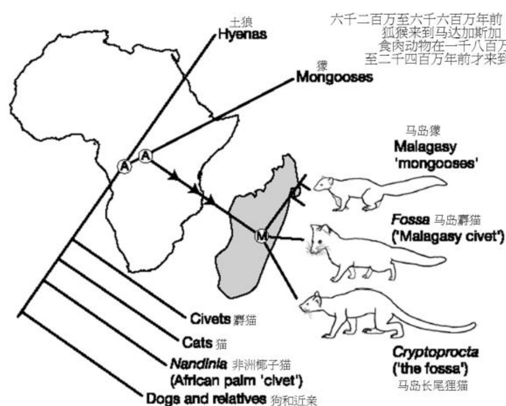


已经研究了多个组群，肯定现在有更多信息。这图片大约是五年前的。在过去五百万年，蜘蛛和一些其他节肢动物和一些昆虫有三个方法在夏威夷形成物种。有趣的是可以看到它们都是从 Kauai 岛跳到较年轻的岛屿。它们从较年老岛屿一直在跳，跳到较年轻的岛屿。

顺带一提，这些岛屿链一直伸延到西伯利亚，在三亿五千万年前，在与西伯利亚接壤处有一些岛屿，现在已沉没有堪察加半岛之下；西北方千多里之外有一些地方以前是露出水面的海岛。这跳跃运动可能已经持续相当时间。事实上，我们认为现在的一些生物是在二千或三千万年前来到夏威夷，在 Kauai 岛露出水面之前。这是古老的过程。

无论如何，在某些情况生物只是从一个岛屿去到另一个，然后每一次到了新岛屿它们就形成物种。在其他情况，有四、五个物种从 Kauai 来到 Oahu，有一些在 Oahu 定居和形成物种，其中四，五种去了 Maui Nui，许多在 Maui Nui 形成物种，再移居夏威夷大岛；过程就是这样进行。

另一过程是 Kauai 的许多物种其中一种移到 Oahu。Oahu 有很多物种，但只有一种是 Maui Nui 生物的祖先；Maui Nui 有很多物种，只有一种去了夏威夷大岛；大岛的五座火山各有物种复合种群，都是来自一个祖先。所有这些过程其实是可以看作是已写在基因，而这基本上是由于核子或线粒体 DNA 的定序。



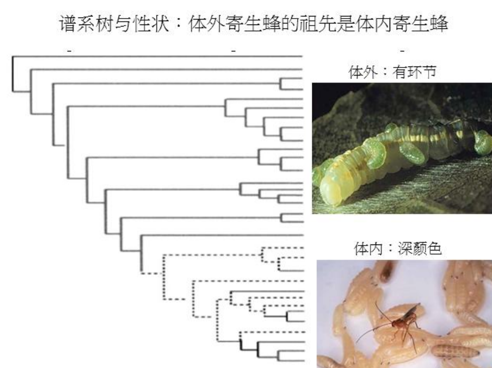
这还可以解答其他类型的问题。Anne Yoder 回答了以下的问题。她以前是耶鲁大学的教师，现任 Duke 大学灵长类研究院院长。Anne 专门研究生活在马达加斯加的哺乳动物。马达加斯加有些看来像果子狸或獴（猫鼬）的生物在当地有辐射性分布。问题是它们以前是各自来自非洲，还是在马达加斯加形成物种？

Anne 重建了个动物组群的谱系，足以把谱系树映射在这地图，确定实际上这些动物其实都是獴的亲戚，而獴是土狼（鬣狗）的近亲，这些动物有一个果子狸姐妹群，也有一个猫姐妹群。它们是沿着箭头黑线来到马达加斯加。

马达加斯加约在六千五百万年脱离非洲，那一次板块解体导致印度分裂，溜过了印度洋，撞上了亚洲，推高了高喜马拉雅山。你可能奇怪这些东西如何跨越现在是二百多英里宽的海峡？

吉卜林的故事〈大象如何有了象鼻？〉：「灰绿绿，油腻腻的林波波河四周都是洋槐树，」幼象看着流水，鳄鱼一把抓住它的鼻子要拉出来，大象就是这样有了象鼻。

灰绿绿，油腻腻的林波波河就在非洲东南部，与位于印度洋的马达加斯加被莫桑比亚海峡隔离。在洪水期，林波波河满是树木和植被的浮排，顺流而下：若是有大风暴，木排上的獴就可以横渡海峡；獴可能来自来灰绿绿，油腻腻的林波波河。



以下讨论几个可以利用比较法研究谱系树来解决的问题。第一个是谱系学的意外惊奇。寄生蜂可以是体外或体内寄生物。体外寄生虫在幼虫体外产卵，卵子孵化后的幼蜂在幼虫体外爬动，从外面吃掉幼虫。


[130] 姬蜂[131]

它们的亲戚是体内寄生虫。姬蜂是体外寄生蜂，有长长的产卵管，把卵子注入昆虫的幼虫。



以机械式思维来看，一直以为寄生蜂飞来飞去产下卵子，会更容易启动演化过程。但在这个特殊的辐射形分布，过去的情况可能是体外寄生蜂才是祖先。但事实证明所有这些都是体内寄生物，而体外寄生蜂是从中演化而来，然后体外寄生蜂有另一次逆转，得出一些体内寄生蜂。

把这些性状映射到确实可信的谱系树，可以重建这样重要性状的历史，这是不错的洞察力。

以下讨论绿变蜥蜴（安乐蜥蜴）。有一大帮科学家研究了五十年，他们目前集中在哈佛大学，也有几位在西雅图，圣路易斯和其他地方。他们研究绿变蜥蜴，因为这动物形态突出，容易观察，很快就得

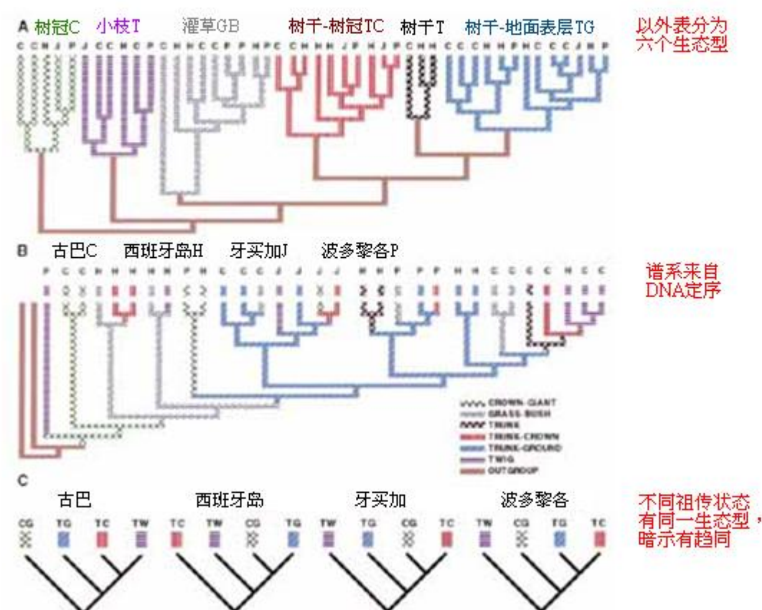
[130] http://logicalpoint.files.wordpress.com/2010/09/braconid.jpeg
[131] http://www.uwyo.edu/dbmcd/popecol/marlects/Ichneumonid.jpg

到不错的样本数量。科学家做出很多令人着迷的研究。绿变蜥蜴在加勒比岛屿在颇大范围的幅射形分布，形成所谓「生态型 ecomorph」。

这些生态型可用外表来分类；看看它们在那儿生活，有什么类型的捕抓附肢，基本上是看看表现型和表现型的行为；总计有六种生态型：树冠-冠层、树干-树冠、树干、灌草、小枝、树干-地面表层。[132]

一次又一次会发现这些形态。在加勒比地区许多岛屿都有它们的踪影。隆冬时要从美国东岸飞到加勒比海地区才可以收集更多样本，真麻烦。但很多世代的研究生已经麻烦了二、三十年。

加勒比地区绿变蜥蜴的生态型



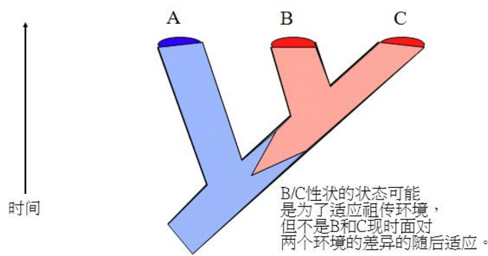
后来有了 DNA 定序，就可以研究它们的谱系。投影片复制得不是很好，很难看出不同的颜色模式。举例来说，这是树干-树冠 TC 的空间。在这里有，这里也有，这里也有，这里也有；一，二，三，四次，各自有四次。或者看看小枝。有一堆的小枝形式。

发生了什么事？不同岛屿上的各种蜥蜴有各自独立的演化和趋同这些不同生态型。如果以每个岛屿来分折，可以看到古巴的树冠-树干 CT 形态是祖传而来。在海地岛，树冠–冠层 CG 形态是祖传而来。

这些推论是关于什么首先到了这岛屿，什么首先离开去了其他岛屿。会发觉无论有那一蜥蜴首先到了岛屿，所有其他的都会演化而来，而这些都是不同物种，体积不同，「属」的层次也不同。

---

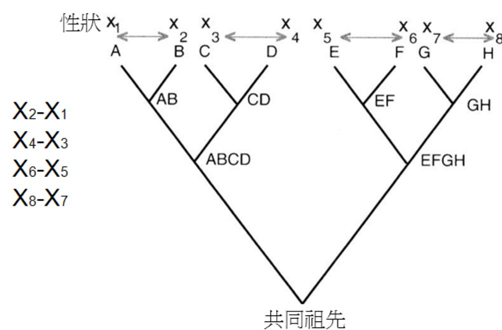
[132] http://www87.homepage.villanova.edu/todd.jackman/anolis/parallel.html



这是在加勒比地区真正重大的演化，一次又一次重复，无论是那一物种形成组群，一样产生了相同的生态群落。这是出乎意料，人们认为这不会发生。这意味着不同的祖传状态会得出相同的生态型，这意味着有趋同现象。

现在谈谈 Joe Felsenstein 的洞识。他的原始文献是在 1985 年发表。这是 Joe 对谱系学许多贡献之一。图片可以看到 B 和 C 的祖先演化出来的红色性状。这意味着 B 和 C 共享一个性状。然而以演化而论，它只是一次演化。

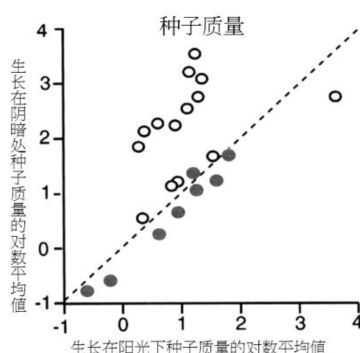
在这一点，红色的频率增加，原因可能是这性状是适应性。红色状态的东西有适应度的优势。因此，微演化在这一点推动它。然后大家都继承了它，它不是适应 B 和 C 现在所处任何环境的差异。如果有机会看看现在的 B 和 C，会看到它们共有一些性状，不会真的知道这性状为何会在那里，直到得到非常非常大的样本；因为当你看到这性状时，样本量只有一个。



那么要如何处理这个问题？Joe 提出「**独立对比** independent contrast」法。在这背景中，「对比」是性状在一个物种的平均价值，与该性状在另一物种的平均价值的差异。看看谱系树的尖端，树顶最接近的相关姊妹配对之间的差异会得出 X2-X1；X4-X3 等等。

这样对比最重要是这样。在谱系树 AB 点之后所演化的差异，与在谱系树 EF 点之后所演化的差异完全无关，已经拿出因为有共同祖先的东西。在 AB, CD, EF, GH 发生的什么事在生物学上是分开的，利用这方法也是在统计上是分开的。

因此，这是从谱系树取得正确样本量的方法。这是非常重要的统计数字，因为如果样本量错误，所有统计测试将是错误。因此，这对利用谱系树进行统计的专家的心理健康是很重要。



生长在阴暗处的植物是否比在阳光下生长的植物生产较大的种子？

看看一些办法。Peter Grubb 是英国生态学会的会长，剑桥大学的植物学家。他以图表画出生长在阴暗处和阳光下种子质量的对数值。他的问题是：生长在阴暗处的植物是否比在阳光下生长的植物生产较大的种子？他想要做谱系学对照的比较。

他收集了在一个属或科的相关树木的平均值（一个属之内各物种的平均值或同一科之内各个属的

平均值），这些树木有一些生长在露天，种子发芽需要阳光，其他的生长在阴暗地方，种子在阴暗处也可以发芽和生存。上图的小白圈是比较「科」之内的「属」，小黑圈是比较「属」之内的物种。

看到的情况基本上是这样。生活在阴暗处的植物，比生活在太阳下的植物生产较大的种子，但这是「科」之内「属」的比较，在「属」之内的物种比较就看不到。如果比较「属」之内的物种，需要阳光和需要遮荫的种子差不多是完全一样大小。但如果演化有更长时间，在谱系树更远的一端比较「科」之间的生物，让对比变得可能，就开始看到它们偏离那条「一对一」斜线，耐阴暗（小白圈）的植物其种子较多偏离斜线，但不是全部。

这种方法采用比较的方法，不仅回答这类问题，而且还可以估计这要花多长时间。这需要很长时间来产生这种差别，因为只是在谱系树上较高层次才见到。


[133] [134]

信天翁和它们的亲属又是如何？这些都是鹱形目。漂泊信天翁和海燕有完全不同的生命历程。

漂泊信天翁的翼幅有 12 至 13 英尺，可能是最重的飞鸟，生活在南大洋中的岛屿。通常在 12 至 15 岁开始交配，一般是每隔一年左右有一个后代，生殖期大约是 30，40 年。它们是一夫一妻制，终生厮守。雏鸟有很精确的归巢行为。产蛋的地方一般在南大洋的群岛。

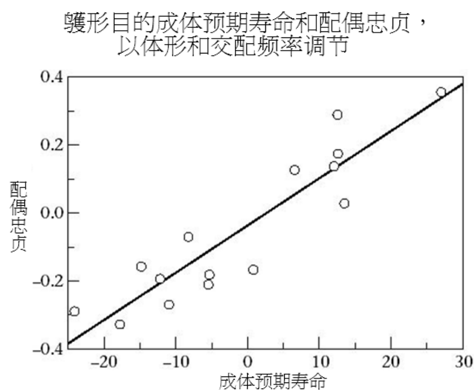
一些法国生物学家在一头漂泊信天翁配上无线电项圈，跟踪这位母亲为婴儿找午餐，从南格鲁吉亚岛飞向北，飘向澳大利亚海岸，飞越印度洋和非洲东海岸，一个月后回到南乔治亚，婴儿非常饿了，得到的午餐是一堆烂鱿鱼。这样的大范围觅食，意味着漂泊信天翁每两年左右只能养育一个孩子，而婴儿的生理要适应这样的不规则喂养。

配偶忠贞

海燕体形小很多，它更接近岸边觅食，对伴侣不贞忠。这些事情是相关的。如果只看这一「科」，可能提出问题：长寿是否促进对伴侣忠诚？基本论点是如生命短暂，不会有足够时间熟悉特定伴侣，本身的行为适应特定伴侣，以及如何与对方一起学习做好家长等等优势。

---

[133] http://web.uct.ac.za/depts/stats/adu/image/sammiwa.jpg
[134] http://www.birdingtours.com.au/images/norfolk2.jpg



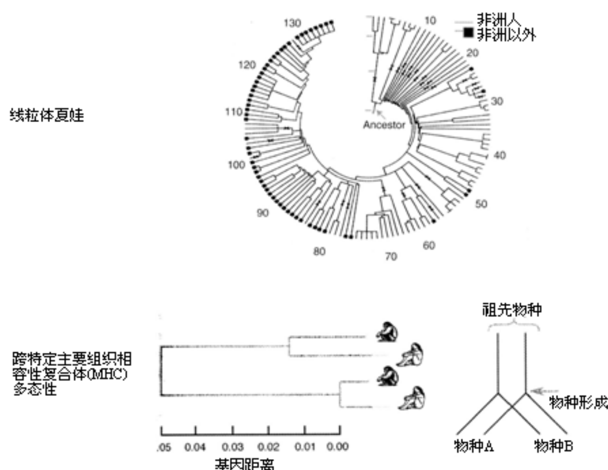
如果看看整个鹱形目，漂泊信天翁大概在上端，海燕大概在下端，两者中间还有其他鹱形目的独立物种，这些圈点是物种。图片标示的是独立对比。因此，这是整个组群成体预期寿命与整体平均值的偏差，这是配偶忠贞与整体平均值的偏差。

寿命较长的鹱形目对伴侣更忠实，生命较短暂的对伴侣较为不忠实和转换伴侣。颇为有趣的是，长寿者生殖达三、四十年。它们可以有多次外遇，离婚，再婚。但它们不是这样做，而是缠绵在一起。我们不是很充份理解这方面的功能性原因。

图片的配偶忠贞有负值，这是统计的事情。以统计比例方法计算配偶忠贞，得出整体的平均值，然后看看这物种偏离平均值有多少？如这是低于平均值，得出负数；如这是高于平均值，得出正数。

线粒体夏娃

我想提一个分子系统学的问题，看看各位能否真正组合各讲座的一些信息。这要求你组合谱系学和基因漂移。这些数字来自 Becky Cann/Allan Wilson 二十年前的文献，是关于人类线粒体演化。



图表说明所有人类线粒体似乎是来自一个祖先，在谱系树尖端是她的所有近亲，现在都生活在非洲。谱系树 20 之后才有非洲以外的成员；沿着谱系树走远，现在大部分都不是非洲人。

因此，从上图得出的第一项推断：人类线粒体表明我们来自非洲。从单核苷酸多态性得知这是有扎实证据的事情，在核基因也可以见得到。但这背后的推论颇为有趣。推论认为约二十二万年前有一女人生活在非洲，地球全部人类的线粒体都是承传自她，这位女士被命名为「**线粒体夏娃 Mitochondrial Eve**」；这是第一项观察。

第二项观察来自德国的免疫生物学小组，是有关我们的主要组织相容性复合体(MHC)基因中的多态性有多久远？这些事情已经被「天择」，可能是与疾病共同演化时通过与频率相关的选择。

这项观察假设从基因复制中得出两个 MHC 基因，每基因有多态性现象，使得每个基因的位点有不同的等位基因。这些等位基因与什么最密切相关？

原来人类的等位基因 1 与黑猩猩的等位基因 1 最密切相关，人类的等位基因 2 与黑猩猩的等位基因 2 最密切相关。换句话说，这些等位基因的近亲不是在这个物种，而是在另一物种。这样的事情会发生的唯一途径，是多态性起源是先于物种形成，起源于祖先物种，而多态性从祖先物种进入物种 1（黑猩猩）和物种 2（人类）。

现在有了推论：（一）认为所有线粒体全源自一个人；（二）有证据证明有跨特定多态性。能否解释这两项观察是彼此一致。

如种群认真小规模，会有基因漂移。如种群只有夏娃，就无法维持**跨特定多态性** trans-specific polymorphism。研究人员做模拟，找出在五百万年间，什么平均种群规模能够维持在我们的 MHC 复合体中见到的跨特定多态性；换句话说：我们与黑猩猩的共有基因数量，在这些基因中我们的等位基因与黑猩猩的等位基因，比与其他的人类等位基因更为密切相关？

答案：最小规模大概是一万。换言之，有很好的基因信息告知我们在过去五百万年间，自从我们与黑猩猩有共同祖先之后，人口的最小规模大约是一万。有了这些资料，你是否惊讶我们全球所有女性的线粒体可以追溯到二十二万年前生活在非洲东部的一位女性？如果你不感到惊讶，我想知道理由。

夏娃可能有特别优势的线粒体，然后，这被选择和固定，然后一切都追溯到她。这也可以在更大规模的人口中做到，漂移也可以做到；但事情久远，我们无从知道是天择或漂移造就了这位女士的优势。

顺便说一下，利用 Y 染色体也做了同样的研究。Y 染色体是无性传承，而 Y 染色体的估计也是大约二十万年前，也同样是在东非洲。线粒体和 Y 染色体同样集中到一个共同祖先，大约在同一年代，这事实可能说明漂移比天择是较好的解释。

细想一下，任何这种过程，只要追溯的时间够久远，终会集中于单一共同祖先。下一个论点是有关这些往事发生时间的争论，而有关确定年代的争议是关乎我们与黑猩猩分离有多久远。因为这是我们的基线，以估计人类分支的演化，分子演化是如何迅速。当你把这个标准应用于这项估计的可信限度，嘿，这大概是从去年到一百万年。

因此，这信心限度很糟糕。不过，对于这位女性是在非洲的观点是非常稳固；现在已经由核基因证实，这是较早前提到的单核苷酸多态性。

我想让你知道：我们不应惊讶特定的线粒体或特定的染色体会在某一时间点集中，看起来它们是存在于一个个体。这只是分支流程的工作方式，之前已重复发生，之后也会是这样。因此，它可以追溯到一个人并不是奇怪。

我想提出的另一点，是如果对比不同类型的历史证据，经常会看到需要解决的难题，从中可以得到启示。这案例告知我们一些有关人口规模的难题，但提及的资料不多。

从线粒体追溯到一个祖先，这过程不是完全与种群规模无关；在大规模种群比小规模种群所需时间更长，但这没有给出估计种群要有多大的规模。即使有强烈的选择，要维持跨特定多态性的种群规模必须多于一万人；做电脑模拟可以做得到。

这些是某一分支的遗传历史的不同形式启示，而这段历史对我们来说是意义重大。我们可以仔细检视谱系树得到启示。讨论题图片是谱系树的两种形式。



《纽约时报》科学版在达尔文诞辰，2 月 12 日的封面[135]。科学版用谱系树覆盖了达尔文的脸，树上有数千个物种。版面的设计是把物种全纳入一页的篇幅。

总结我们探索宏演化这部分。这些分子方法使我们能够重建地理运动以及谱系学。从刺猬由西班牙和巴尔干北上，从人类迁离非洲，我们看到宏演化，我们在很多事物看到宏演化。

我们看到我们自己在各大洲迁移，留下基因痕迹。有不精确的地图指出遗传地理和语言地理互有关连。从义大利南部到罗马，希腊人的基因追随着希腊人的姓氏，然后停止，诸如此类的事情。即使在过去二，三千年，还可以看到姓氏和基因是以类似方式传承下来。

我们可以利用这些方法来确定哪些性状状态是祖先特征，哪些是衍生的。寄生蜂案例，无论是体外或体内寄生虫，特别有趣的是这改变了基本生物学的既有意见。Joe Felsenstein 制定的独立对比方法，可以对照共同的祖传，可以揭示在谱系树分支后两个或两个以上性状的相关变化。因此，这是相当有效的方法，用于探讨行为生态学，演化生态学和动物行为学的假设。

下一讲开始谈论生命史的关键事件。

---

[135] http://graphics8.nytimes.com/images/2009/02/09/science/10darwin-190.jpg

第十七讲：演化大事记

宏演化原则有三讲：物种形成，如何建立谱系树，以及谱系树有什么用途。这三讲以不同方式来看生命史。今天的第一讲是生命史的抽象概念，视之为生命组织的一系列重大转变，以及信息是如何传播。

讲座谈论生命是什么，我们以为生命是如何起源，细胞和真核细胞的起源，以及其他一些重要事件，然后总结演化中重大转变事件所涉及的原则。

生命

生命基本上是任何有繁殖，遗传变异和新陈代谢这些属性的生物。因此，生命不一定以碳或硅或任何其他物质为基础；它具有以上抽象的属性。新陈代谢的意思是关于热力学。

生物利用**新陈代谢** metabolism 从环境取得的免费能源，用于维护一个部分封闭的内置系统（例如人体）；这是为了维持系统的有序状态，维护来自演化和发育的信息。生物这些作为是在**熵梯度** entropy gradient 的背景：吃能源，排出熵；下一次冲厕时，想一想所有排放到系统的熵。新陈代谢就是这样。（热力学的**熵**测量在动力学方面不能做功的能量总数。）

尝试在实验室做实验，观察核糖核酸(RNA)分子的演化，或尝试在电脑的硅片实验中寻找结构的来源；这是人为的系统，会变得很复杂。利用 RNA 是提供新陈代谢，把三磷酸腺苷(ATP)和酶 enzyme 放入试管，在人工合成生命的程序中，这些在电脑中演化的东西实际上是从已插电的电缆取得能量。

没有任何人为干预，任何有繁殖，变异和遗传的系统（天择发挥作用的基础）都可以有新陈代谢，然后开始发育，有了生命。

问题是要弄清楚这一切怎么开始？第一次重大转变，是从非生物世界过渡到有生命的世界；生命的起源。要做到这一点，必须有繁殖，变异，遗传和代谢。越来越多提出的答案：很可能是先有代谢，而遗传和繁殖随后；可能一开始已经有变异。

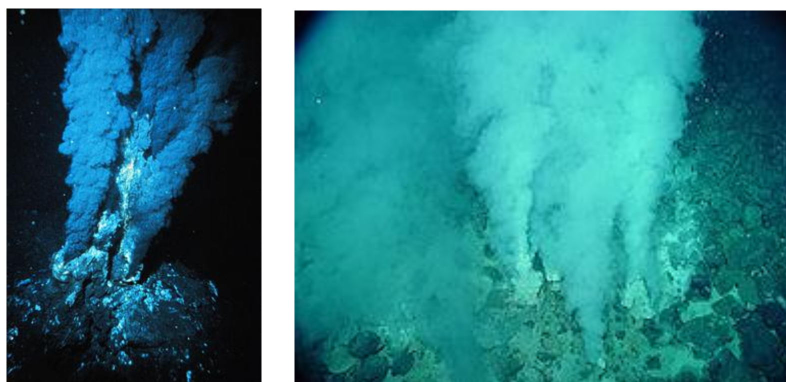
生命之源

以下谈论的一些事情在化学上是相当琐碎，一些在逻辑上是不平凡，涉及**悖论** paradoxes。这些事情确实发生了，现在可以越来越详尽把事情分解为步骤，但依然不甚了解重要的事情。

混沌初始的环境，现在推算大爆炸大约在一百三十五亿年前。几年前推算是在两百亿年前。我们所知道的宇宙，比十年前知道的还要年轻。在恒星上，氢气合成细胞核的所有元素，一些新星和超新星创造了比铁重的东西；很多这些东西是人体内酶的重要辅助因子。如果没有这些在巨大星球爆炸时煮熟的东西，生命不可以发挥实际的生化功能。

太阳系基本上是由回收的恒星物料形成，约在五十至四十五亿年前，当时小行星猛烈轰炸内行星[136]。地球表层不可能有什么生命，因为温度太高，地球表层实际上是有毒的废墟，熔岩沸腾，温度和 pH 值都是极高。初始的大气层被轰掉。月亮形成可能是因为小行星冲击地球，炸掉了一大块。

在这一刻，地球旋转非常迅速，日转期短。地球是由一团物质压缩而形成，为系统带来角动量。所以地球初始时的自转速度高于目前。



深海的热液喷口（图片取自维基百科）

在地球形成后约一百亿年，大气层减少，气温下降，液态水可以存在地球表层。生命可能起源于带正电的矿物表层，现在看来这很可能是在深海的热液喷口。

因此出现了炙热的高压酸围绕着带正电的矿物表层。在这接触面有很多化学能。不是很确定，但这似乎这环境可使得某些化学反应发挥作用，在其他地方不会这样。

建造生命需要材料：要有线性脂质制造膜和隔离区；要有氨基酸制造蛋白质；要有嘌呤和嘧啶制造核苷酸；要有糖和磷酸盐把这些东西联系在一起。所以有「生命起源」的研究分支，专门研究得出这些制造材料的化学条件。

有了这些制造材料和制造过程，需要有东西让这可以复制。有了繁殖，繁殖成功的变化和某些传承，那么天择就会接手。如果有一些原始的基因分子，它可以打造成 RNA 或 DNA 结构。如果有一些只有简单细胞膜的原始细胞，天择就可以打造成为选择性的过滤器；过滤器是细胞毛孔，让某些东西进出，等等。

开始时只需要相当简单的物料，天择就会很快改进这些东西，但开始时至少要有这些简单东西。这是一经启动，自动操作。首先复制器要运作正常，之后天择会接手建立复杂度和精确度，使之成为复杂系统。

[136]译注：内行星：太阳系中地球轨道内侧的行星。Asteroid 和 planetoid 很多中译都是「小行星」。Asteroids 另一英语说法是"minor planets"，因为构造的物质与行星 planet 相同，只是体积少得多。Planetoid 是大体积的 asteroid。

生命的合成材料

原始汤：Miller-Urey 1953 年的实验			
胺基酸 amino acid	$CH_4/N_2/NH_4Cl$ (1:1:0.5 MIL.)	$CO/N_2/H_2$ (1:1:3)	$CO_2/H_2/N_2$ (1:3:1)
甘胺酸 glycine	100	100	100
丙氨酸 alanine	180	2.4	0.87
缬氨酸 valine	4.4	0.005	<0.001
白胺酸 leucine	2.6	--	--
异白胺酸 isoleucine	1.1	--	--
脯胺酸 proline	0.3	--	--
天冬胺酸 aspartic	7.7	0.09	0.14
谷胺酸 glutamic	1.7	0.01	<0.001
丝胺酸 serine	1.1	0.15	0.24
苏胺酸 threonine	0.2	--	--
资料来源：Miller, 1987.			

要有什么基本材料？芝加哥大学研究生 Stanley Miller 连同 Harold Urey 有一些非常有趣的实验；他基本上是把甲烷，氮，氨，氯化铵，一氧化碳，氮，氢和各种混合物放进容器，然后让电火花通过，发现很容易形成氨基酸。

便说一下，他的博士论文大部份不是关于执行这实验，而是事后的化学分析，说服大家这其实是他的实验结果。在 1953 年，这是不容易做到；当时没有美丽的气相色谱仪和诸如此类的东西来做标识。

这基本结构利用比较小和简单的分子来做一些东西，这些分子可能在三十五至四十亿年前存在地球表层的大气或水中。导入一些电荷作为能源，或是加热诸如此类，很容易得出氨基酸。

我十五岁时在高中迷上了这项实验，希望重做。我炸毁了化学实验室和制造了这些东西可以生产的有毒氰化物气体；整座大楼要疏散，两百名学生早课时坐在草坪上，非常令人满意。

关于非生物合成的问题有一点点矛盾。有些东西得容易得出。很容易有了氨基酸，脂肪酸，醣类和嘌呤。有些东西很难得到：嘧啶核苷酸；核糖不是那么容易。这是线性长链的脂肪酸，制造薄膜时真正有用，不是那么容易得到。在同一合成环境得到这些东西并不容易。必须想象是也许在不同微环境有不同的化学反应，彼此以某种方式混合。

一旦有了基本材料，遇上的不是化学合成问题，而是抽象的逻辑问题。这就是误差门槛。通过天择保留的信息量，是受限于复制的保真度。这是说如果有非常高的突变率，就会摧毁所有积累的信息，没有足够的信息传给下一代使其能够有效积累资料做出更好的东西。这就是误差门槛。复制没有高保真度，突变就会杀死复制的东西。

有一个小型基因组，大到足以做一些事情，一般比大型基因组有较高的突变率。小型基因组是足够的小，基因组内任何部份有突变的概率是相当小。大型基因组极可能有一堆突变。因此，基因组的大小和可容忍的突变数量是互有关系。

德国人 Manfred Eigen 因为他的生物化学研究得到了诺贝尔奖，他思考生命的起源，说：「有关的突变率是〔非酶复制〕。我们要复制分子，而在起初时是没有任何酵素。」酶（即酵素）是生命系统制造的，我们没有酶。想象回到这情况：没有酶，但要复制。

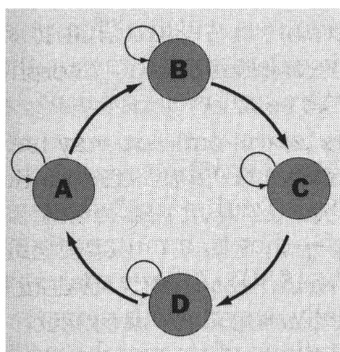
他计算之下，发现最大的基因组大小约为 100 个核苷酸。因此，如要复制类似 DNA 或类似 RNA 的分子，以非酶复制的突变率只能得到约有 30 个氨基酸的基因组。

对酶来说，这是非常非常小，不可能得到酶。要得出较大的东西，复制必须更准确；为了要更准确，就需要酶，需要有转译机制把基因组变成酶，基因组要有酶才可以准确复制。

这即是需要多于一百个核苷酸，大概要一千至一万个核苷酸才可以建造任何现在知道可以做到这事情的东西。没有大型基因组，就得不到酶；没有酶，就得不到大型基因组。这是自相矛盾。何去何从？

Eigen 试图找出办法，他称之为「**超循环** hypercycles」。「超」这个字令人想到几乎是半形而上学的东西。不是那么复杂。

超循环



超循环是否一堆由输出–输入连结的小型基因组？这是否解决办法？A, B, C 和 D 是复制器。各自的复制率是前一个复制器的递增浓缩功能。因此，B 的复制率是 A 的递增浓缩功能。整个超循环如此类推。

超循环是这样的。图中的小圈圈是化学反应，在 B 的小循环中，B 制造的一些东西可以制造更多 B，这指出 B 实际上能够制造更多的本身，这化学反应可以制造更多的本身。

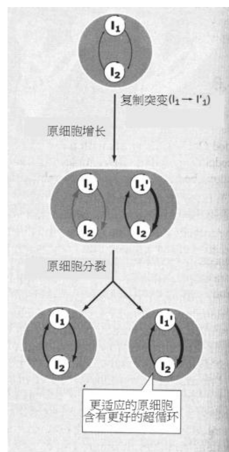
有很多这样的化学反应。通常，化学反应会输出产品，加上一些开始时的其他东西。大黑箭头指出 B 的一些产品实际上是 C 的前体。C 需要利用 B 的一些产品来制造更多的本身，然后向 Ð 输出一些 D 需要的产品，让 D 制造更多的本身；D 向 A 输出一些产品，如此类推。

超循环就是循环中有循环。任何一个这些东西可以复制的数量，是随着任何其他东西提供的产出而增加，这即是说如 B 能够从 A 多拿一些就可以多制造 B，C 能够从 B 多拿一些就可以多制造 C。

这意味着为了发挥功能，这些元素必须为**受质**（**底物**）substrate 而合作，不能为受质而竞争，必须取其所需然后输出一些。如这些产出得到完善和变得成熟，也许到了取得像 DNA 信息分子的地步，那么它必须竞争以排除其他类似系统。

想象三十五亿年前，在炙热的热喷口表层有许多不同的这些东西，许多极度渺小、微型、内置的化学反应系统有极大变异。如这一经启动就自动制造生命，就必须被隔离在一个封闭的隔离区，并开始与其他类似系统竞争，因为只有这样天择才发挥作用。

这种事情有一个问题。它只是快乐的坐在炙热的热喷口，从周边环境取得化学能。它是开放的系统。一个自私的突变可能入侵和摧毁它。谁都可以走进来，例如一个 C 的版本，从 B 拿到材料制造更多 C，但没有向 D 输出任何产品。这基本上是自私的行为：只是拿走，没有回馈。



解决办法：非常细小的隔离区隔离和复制利他的突变，在隔离区内维持合作，与其他隔离区增加竞争。隔离区从何而来？

在这样的系统，利他的突变不会蔓延；「利他 altruistic」的意思是拿起一些和放下足够的。如这是开放系统，不是在环境中隔离，超循环任何步骤可被化学品替代方案入侵，破坏超循环。

这些东西是一个模型，不是说实际是这样发生，而是说明在有基因编码之前，一小撮合作的分子会如何演化。如分子变得够复杂，彼此将开始互相竞争，然后在复杂性的某一点，它们可能发明基因和占竞争优势，因为能够传输当时有什么发生的信息，肯定让它他们在竞争中占上风。

这可以解决 Eigen 的悖论，因为每一个都有小型基因组，但总计之下它们加起来的信息等于一个大型基因组。所以，如果有办法稳定这些小型的相互竞争系统，使他们有内部合作但彼此之间有竞争，就可以得到生命。

解决突变入侵这问题的一个办法，是把它们隔离，实际上是在质膜内把化学反应系统隔离，成为内置组群。

是否有一些共鸣的东西？Will 是政治学家，他的兴趣是研究组群彼此合作和竞争时的互动。这些基本思想在经济学和政治学实际上有共鸣，在演化生物学也有，就在生命起源。

为了让整个过程持续，基本上是要隔离这些超循环其中一个，让它成长，有一些分工，一些传承，然后有一个突变改善其中一个后裔；这就形成一个较好的超循环，在竞争中胜出。

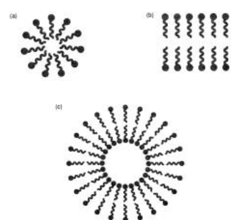
一旦过程持续，就要在隔离区内保持合作，增加隔离区之间的竞争，天择才可以发挥作用，开始生产初期的原始细胞。这不是那么容易。必须有隔离区，而隔离区有一些问题。

有了隔离区才可以把合作者保留在里面，把寄生虫和反叛者挡在外面。这样的事情强化「因」与「果」的关联，意思是彼此合作，把产品输往超循环另一成员，这保留在系统内的「果」转回来帮助。如系统是开放，就不能保证「果」会转回来帮助。因此不能保证互惠。但如循环被隔离，就会有互惠，因为循环受保护，免受外部干扰。

这就是说，循环的所有元素对隔离区的成功有共同的利益，都是同坐一条船。如通过合作它们做得更好，它们提高与外部其他类似东西的竞争。

不知道长链脂肪酸的来源，只好凭空想象。希腊喜剧中有机关把神送上舞台，祂赐给我们长链脂肪酸，因此我们有了长链脂肪酸，还是一个特殊类型：一端亲水，一端怕水。若是制造这些东西，放入水中，得出水溶液。

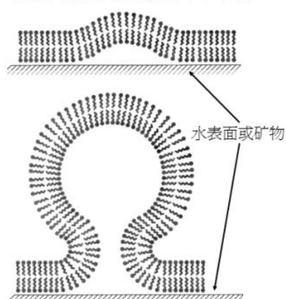
Spontaneous Assembly



自发组合 spontaneous assembly

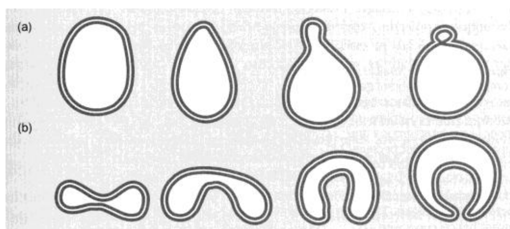
这些东西或是微胞 micelles，或是原始的小球体，有时是线性的东西，实际上开始看来像生物膜。脂肪尾巴收藏在内而相互关联，而亲水部分突出，与那些带电的水分子相互关连。

表层的断裂作用得出半细胞



制造这些混合物，放上表层，可以是水面或矿物表面，自然发生所谓**断裂作用** abstriction，形成小突点。

以上谈论的东西是随手可得的，意思是不必有任何天择就可以得出这些化学结构。一旦有了这些东西，就会自发做出这些事情。这是可爱的小球体，开始在表层膨胀起来；如果胀得够大就可以分裂。



自发分裂 spontaneous division

它们会成长，因为有布朗运动[137]Brownian motion，它们开始四处脉冲。这些小球体是脂质双层膜，长大到一定大小就会分裂。因此，实际上是无需天择来安排细胞隔离区的初期复制事件。这可能是在物理和化学上自然而然发生的事情，这自发和持续的部分的是自然而然的。

使到这些东西变得高效，好用，准确，复杂，这是另一个故事，要经历许多演化。最初非常简单的一步可能是自然而然：内有超循环的双分子类脂膜，也许每一隔离区有一个，然后分裂。

要让这东西成长，就要放入超循环，可以制造更多膜的组成部分，这东西才会成长。或许这实际上是一些早期半细胞或原始细胞制造脂质双层膜材料时的化学反应。

但是，问题是如何让所需的不同基本材料穿透膜壁，这就是膜运输的问题。一方面要有膜，要隔离化学反应，让它们合作，不受寄生事物干扰。但是，一旦隔离了，东西要穿透膜来回就成为问

---

[137]布朗运动：连续快速而不规则的随机移动。详见台湾大学物理系学生习作。

题。在生命起源时，必然有一段时期演化出膜的性能，而这发生在一个尚未完全与环境割切，正在复制中的实体。

一个可能的解决方案是半细胞，就像在水或矿物的表层做一个环，边界并不完全封闭，东西可以穿透环的边缘往来。这解决了问题。部分开放，在一定程度上可控制进出，可能帮助这些早期半细胞调整。

要看较为近期的文章，在〈科学网〉可找到 Rasmussen et al.,〈非生物过渡至生物 *Transitions from Nonliving to Living Matter*〉《科学 *Science*》303:963, 13 Feb 2004；较新的文章几乎肯定有引述这一篇，一直引述到 1953 年的 Miller-Urey 实验。

人们越来越有兴趣研究如何在实验室合成简单的生命形式，也有人想看看能否好好理解生命起源，使我们能够制造另类形式的生命，让我们可以制造自我复制和自我修复的纳米机器。

以下的报导大概是在 2010 年之前：

利用酵母菌遗传工程系统合成基因组

科学家最近发现一种更为有效率的方式来合成基因组。根据美国国家科学院期刊（*Proceedings of the National Academy of Sciences*）最新一期的研究报导指出，科学家可以在一天内人工合成基因组。

这种人工合成基因组的技术由位于马里兰的 J. Craig Venter Institute 所发展，此技术之开发，乃是着眼于未来新一代生物燃料以及生物医药之新技术的开发。Venter Institute 认为合成生物学（synthetic biology）可望为人类疾病及地球温室效应提供一种解决方案。

去年 J. Craig Venter Institute 成功地合成复制出一简单细菌之 DNA。他们的研究团队起初使用大肠杆菌 *E. coli* 为此一合成基因组之工厂，然而他们发现需要极为烦琐的步骤方能合成所需之 DNA，并且发现利用大肠杆菌合成大的 DNA 片段是极为困难的工作。于是，研究团队开始尝试以面包酵母菌（*Saccharomyces cerevisiae*）为建构合成基因组的「遗传工厂」。他们运用一种称为同质重组（homologous recombination）的技术，可以经由单一步骤合成基因组。其中，同质重组是细胞自然状况下用于修补染色体上缺陷的一种生化机制。

研究团队将许多小片段、末端含重复序列的 DNA 送入酵母菌体内，运用酵母菌之同质重组的机制将这些小片段 DNA 重组，在单一步骤内完成合成基因组（synthetic genome）的建构。这项研究的领导作者 Daniel Gibson 提到：「我们再度为面包酵母菌的遗传能力所震慑；它可以同时容纳如此多的 DNA 片段并将之组合成为基因组层次的大分子 DNA 。酵母菌的这种能力与容量，将有利于近一步探索、加速合成基因组学的进展与应用。」这篇报导的资深作者 Clyde Hutchison 补充说道：「我为我们研究团队的在合成大分子 DNA 的进展感到自豪。我们

仍在继续观察我们能将此一酵母菌合成平台的极限扩展至何处，然而我们的研究团队十分努力地持续开发技术，已加速我们在合成染色体领域之研发。」

J. Craig Venter Institute 科学家们的下一个目标，是以一种细菌 *Mycoplasma genitalium* 的合成基因组序列为基础，以建构活体细菌细胞。*Mycoplasma genitalium* 是一种病原菌，此菌会造成若干以性行为为传染途径的疾病。这种微生物的特点是它的基因组极小，仅由 580 个基因所组成（而人类的基因组约含两万多个基因）。

研究团队目前已经可以在实验室中合成此微生物之染色体，他们将之称为 *Mycoplasma laboratorium*。目前，研究团队正致力于开发出能将此一染色体转殖入活体细胞的技术，若此外来染色体能控制细胞的遗传机制，则此一技术有可能有效地制造出新的生物形式。

资料来源：台湾国科会国际科技合作简讯网

参考：美科学家成功合成细菌 DNA "人造生命"呼之欲出（2010 年 5 月 22 日报导）

J. Craig Venter Institute 新闻稿（节译）2010 年 5 月 29 日

首个自我复制的人工合成细菌细胞

J. Craig Venter Institute 公告已成功建造首个自我复制的人工合成细菌细胞。研究人员以人工合成霉浆菌 *Mycoplasma mycoides* 基因组的一百万个碱基对染色体。这合成细胞命名为 *Mycoplasma mycoides* JCVI-syn1.0，证明原则上基因组可以利用电脑设计，在实验室化学制成，移殖到接收的细胞以产生自我复制的新细胞，只是由合成的基因组控制。

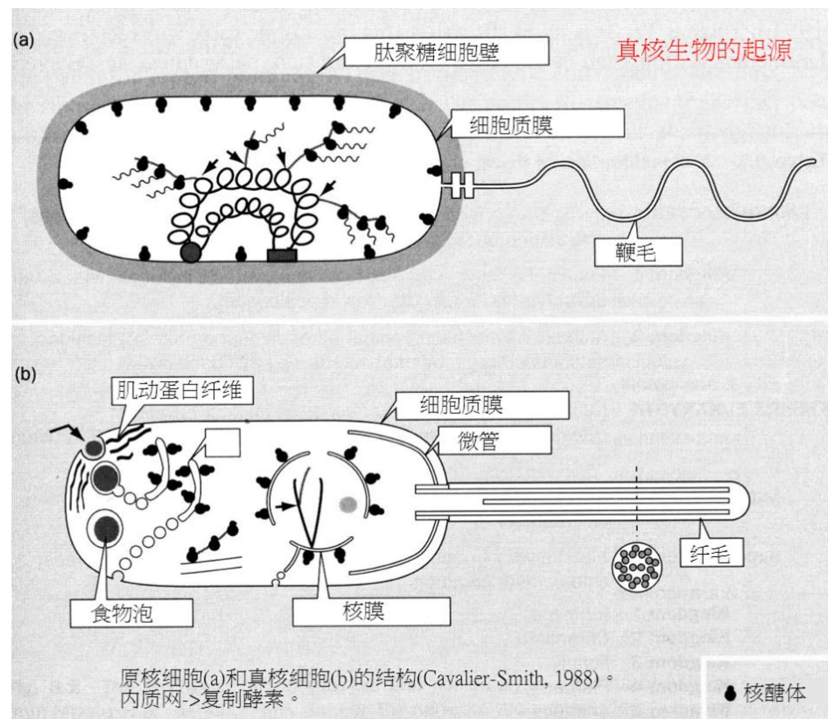
麻省理工学院的 Drew Endy 每年举办国际比赛，年轻有为的分子遗传学家和微生物学家聚首一堂，试图制造生物机器。彼此竞争要做出最复杂和最先进的小小生物机器。麻省理工学院资助来自世界各地的参赛者。每年的国际竞争，参赛队伍来自北京，巴黎；耶鲁也可以参加，各自摆弄自己的生物机器，规模全都是在病毒和细菌的比例。

出于这种创造性的发挥，我们可以学到很多东西，然后反过来应用在现实的生命起源，而不是令人讨厌的后现代纳米机器。我认为这些好玩的研究很有前途。

原核／真核过渡

轻摇双手，奇迹出现；这是生命演化的后期。我们现在要讨论**原核** prokaryotic／**真核** eukaryotic 过渡。而原核／真核过渡被认为是重大转变，因为它包含传输信息的重大变化。

生命演化的每一重大转变，或是基因信息传播的方式有变，或是实际上在演化的选择单位有变，或是两者皆有。



原核细胞(a)和真核细胞(b)的结构(Cavalier-Smith, 1988)。
内质网->复制酵素。

图 a 的原核生物过渡至图 b 的真核生物，是怎么回事？这就像从细胞壁附有单一圆形染色体的生物，如细菌，过渡至细胞核内有染色体的生物；细胞核往往有多个染色体，以及细胞质有多个细胞器，以及很多不存在于原核生物的细胞结构。

从组织中心长出**肌动蛋白纤维** actin filament，是用在减数分裂和有丝分裂。与组织中心相关的是一个小圆形染色体，这实际上被认为是说明原先是独立的细菌，而这些肌动蛋白丝与一种**细菌鞭毛** bacterial flagellum 是演化同源。

必须有**液泡** vacuole，**内质网** endoplasmic reticulum 等等东西。所有真核生物如果有**纤毛** cilium，纤毛都有典型的 9+2 结构，这被认为是由多个细菌前体构成等等。有了隔离区，有了细胞器，就有了不同方法来隔离和传播基因信息。

原核生物有坚硬的细胞壁，细胞壁附着圆形染色体；重要的是已转录的 mRNA 是直接转译的。可以看到 mRNA 从 DNA 螺旋走出来，可以看到小**核醣体** ribosome 在生产蛋白质；在以下的部份，内质网有着同样的过程，不是直接，而是间接。

真核生物有内部**细胞骨架** cytoskeleton。有很多微环境提供机会在细胞质内创造内置的生产。**核套膜** nuclear envelope 内有几个线性染色体；转录和转译是分开的，还有细胞器。真核生物有减数分裂。所以是有准确和有组织的方式在每一代生产不同的基因的后代。

从原核生物变成真核生物，要先去掉细胞壁。这是难题，因为细菌的细胞壁是保护它避免因为渗透压力膨胀而像气球爆裂。因此，细菌要有坚硬的细胞壁来自我保护免致水可以涌入。要去掉细胞壁，需要有细胞骨架在内里稳定细胞。在这过渡形态，细胞骨架的确是非常重要的形态发明。

这观点如何关连在细菌中也发现细胞骨架元素这事实？细菌也有细胞骨架元素。

前体要有细胞骨架元素。没有这些，没有过渡。如果过渡没有细胞骨架元素，会爆炸毁灭。因此，不奇怪细菌有细胞骨架成分。

记住这是三亿年之后。细菌之内有很多东西可能发生。这是有趣的系统，看看能否可以真的做演化的实验。

如细菌有正常细胞壁这说法是正确，应该可以做实验选择它们，去掉细胞壁，但可能需要很长时间。为了做到这一点，细胞骨架可能要非常精确的方式组织本身的纤维，只要有这些可能是为了一些其他原因而使用的东西。

一些细胞骨架实际上参与细胞壁的合成。这说明它已存在很长一段时间。实际上演化就是这样进行：它为了一个目的发明一些东西，然后用于另一些目的。

这情景现在有了各种支持的信息，因为细菌很可能已经演化了很长时间，为了另一目的使用细胞骨架。但是，有了细胞骨架，细胞有能力使用它来防止在去掉细胞壁时会爆炸。但细菌确实摆脱了细胞壁，成为真核生物。

要把 DNA 放进细胞核，这不再是个单一环状染色体，就有可能无需附贴在细胞壁，会更容易制造多个染色体。在制造较大基因组方面，这是很大的优势，因为可以在多个点同时开始复制，而不是依靠单一环形染色体。这意味着基因组的大小不会真的有上限。如果可以同时复制一百个小染色体，复制步骤会非常快。因此，染色体的起源是一个问题。在遗传物质是如何组织的意义上来说，这实际上是重大的转变。

一方面这有复制的优势。多个小件头同时进行比多个大件头顺序进行可以更快地复制。因此，较大的染色体是有代价的。最好有适中的染色体。如果要有两个或多个基因互动，以产生生物或是在产品中均衡表达具有一定比例的生化反应系统，那么连接有参与的基因会确保所有的后代都有以上这些，这是制造较大染色体的好处。如果这是唯一发生的事情，基因组有凝集的倾向。但这好处有代价。我肯定还有其他一些，我肯定各位可以想出一些。

制造染色体和同步调控它们的复制，这是排除了基因的竞争。因为把基因放进染色体，两者是同坐一条船，不可能再有一个基因的复制率快于其他基因的情况，有快有慢会导致生物化学失衡和发育失衡，两者参与同一过程，这过程就是复制它们身在其中的染色体。尤其是参与复制的基因，若是它们为了复制而合作，这是重要的考虑因素。

如原始细胞内有在不同染色体的基因所控制的很多反应，如这些染色体不是在有丝分裂和减数分裂中平均分裂，那么有可能所有这些反应系统会失去平衡。所以如果能把没有关联的基因与需要一定比例的产品挂钩，然后把它们放在同一染色体和规范它们，在这一点是比竞争对手有很大的优势。对不起，短话长说了。请参看讲义。

在真核生物中有其他的事情，因为有了之前是独立细菌的共生细胞器：线粒体，叶绿素，以及可能有纺锤体。看看在线粒体中的叶绿素，留意到叶绿素基因组(120-200K 碱基对 bp)较大于线粒体基因组(16-19K 碱基对 bp)，而线粒体基因已转移到细胞核内。

线粒体是独立的紫色细菌，可以序列并根据紫色细菌基因组的大小估算有多少已转移到真核细胞核，我们可以看到很多已转移到真核细胞核。要做到这一点，原因之一主要是效率。若是把这些基因放入细胞核，这只是维持它们的两个副本，而不是在存活于细胞的线粒体组群的数千个副本。另一个原因是解决冲突。基本上这是减少线粒体过程存在不同变种的机会。

如果利用核基因组内的基本元素构建线粒体，从某种意义上说就是可以控制它们，让它们看起来都是一样的，而不是突变和可能选择创造会摧毁新陈代谢作用的失控线粒体癌症。

为何不把所有基因放进核基因组？有几个理由。其一是真核生物、线粒体、核基因组和叶绿素的基因编码实际上是不同。因此，线粒体必须保留 tRNA 和核醣体 RNA 基因（转译机器），至少要保留这些。

这解释了线粒体，但没有解释叶绿素。叶绿素看来是保留更多基因，因为它必须把大分子通过更多膜层。所有叶绿素周围有两层膜，叶绿素膜的世界纪录是四层。因此，大分子很难穿过，所以如要制成叶绿素功能，就必须是内置制造。叶绿素基因组比线粒体基因组保留更多基因，这可能是原因之一。

我们是否认为细胞器是原先会吃掉它们那些东西的奴隶？彼此的关系是否像是农民和牲畜，是否像是珊瑚收割帮助制造碳酸盐骨架的甲藻？

有一些证据。可以看看被插入细胞器膜的连接蛋白质是在那里制造。这是在核心被编码，看来似乎是从寄主蛋白质演化而来。因此，看起来寄主曾有操控步骤，实际上连接到共生细胞器，这是证据。

也有认为它们可能是互利共生的，其中之一是杆菌，排泄出氢气和二氧化碳。这句话没有提到基本上这可能是真核细胞核古代祖先的食物。因此，它们其实可能是互利共生。因此，有奴隶的假设，也有互利共生的假设，并没有尘埃落定。

为何植物要有两个，而不是一个？看看植物的祖先，就可以看到紫色非硫细菌和蓝藻（这些都是线粒体和叶绿素的祖先）都可以同时做到两种功能：光合作用和呼吸作用。

然而，紫细菌在有氧气时不能进行光合作用，而蓝藻利用同一机制来发挥两种功能，因此这意味着寄主细胞无法单独控制光合作用和呼吸作用；其中一个要脱钩。因此，在进入细胞时，似乎线粒体去掉光合作用，叶绿素去掉呼吸作用。我不会全部详述，你可以细心阅读。



A dinoflagellate, *Ceratium hirundinella*

叶绿素膜的世界纪录是四层，这发生在一种甲藻。是怎么回事？有东西吃了一点蓝藻，制造的叶绿素有蓝藻的外膜和吃掉蓝藻那细胞的外膜，在周围包裹着，所以有了两层。然后再发生两次。所以这世界纪录是在飞燕角甲藻。

原来被吃掉以制造甲藻的东西已经分解，所以不同食家吃了不同的叶绿素，最终造成甲藻。在这个意义上说，甲藻看来可能是复系群。

值得利用谷歌图片搜索原生生物的多样性，稍为了解一下。世上还有更多比我们能想象的事物。

这不是原生生物学的课程，但这些单细胞生物有很多有趣的演化生物学经历。甲藻很酷的，有点儿像小藻细胞坐在复杂的玻璃盒子内。

生命起源之后

有一些其他的重要事件：基因编码的起源；多细胞的起源；生殖细胞和体细胞的起源；群居生物的起源；语言的起源。这是大题目，这些步骤每一个有多个非常重要的事情在进行，过程也有一定相似性。以下总结几项涉及的原则。

发生的事情之一，是选择有了新的层面，复制有了新的层面；阶层有了发展。从超循环到相互竞争的原细胞组群，并最终造成了原核生物。

然后有共生事件，实际上是有两个或三个基因组的真核细胞已经进行选择。然后在过程中，基因物质当然也在通过本身重组而形成染色体。然后就有了多细胞；多细胞的基因可能是几乎相同，共同成长，它们有了分工。

发生的事情就像是俄罗斯娃娃，层次结构的数量增加。有了新的上层，功能就有机会专业化和分工。在多细胞生物，这种分工称为「细胞层和器官系统的起源」，使到一些细胞制造大脑，一些制造心脏，一些负责呼吸，一些负责排泄。这是多细胞的分工。

在群居昆虫的群落，女王专门负责生殖，不同的社群阶级做不同的事。一些清理群落的垃圾，一些喂养女王，一些出外觅食。可以比喻为人类社会，有职能专业化和分工。

信息传输系统也有变化。从原核生物过渡至真核生物，不仅核基因组必须安排信息传输，细胞质基因组也要安排。然后有减数分裂的演化，以及有了有性生殖；这是传播信息方式的巨大变化。

在性别起源之后，信息传递最具影响力的变化是语言和文化的起源，让信息传播一代传一代；这与 DNA 无关，让这过程在两个层次以不同方向发展。

往往在形成这更高复制层次的过程中，有多个较低层次的单位联合起来制造一个较高层次的单位，彼此需要合作以恰当做到这一点，但它们可能被自私的突变入侵，变得不稳定，因此有冲突的问题。这种冲突有时是通过为合作而选择所稳定下来。

当染色体的基因聚集，或是化学反应形成原始细胞，我多次提到「它们同坐一条船」或是「它们分享共同利益」。

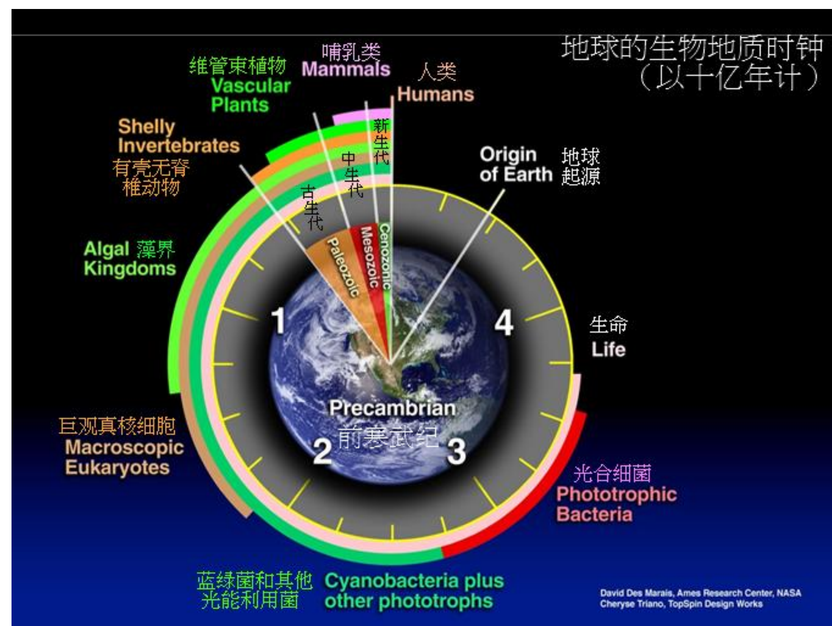
这都是解决冲突的原则，因为在紧密空间组织的系统，本身的福祉直接取决于与系统其他成员的合作，而本身系统是与一些外部系统竞争，本身系统的表现实际上是本身合作的直接功能，然后在系统内为了融合而有强大的选择。有认为在演化阶层中，较高层次发端时有重大事件，就是这种事情。

上述是演化的一些关键事件，以相当抽象的方式来看生命史。下一讲讨论地质大剧院的重大事件。喜欢在美国国庆日放烟火和陨石冲击，会喜欢下一讲。

第十八讲：地质剧院大事记

今天讨论地质剧院的一些大事。有三种方法看待生命史，这是第二种。第一种方法是相当抽象，是关乎重大转变和重组遗传信息、天择的单位等等。这是上一讲。今天谈谈生命如何塑造地球，地球如何塑造生命。这一讲快速走过四十五亿年的进程。下一讲谈论化石记录的重大教训。

有很多方法试图建立让大家感受**地质时间（深邃时间）**deep time 的图表，不是那么容易。我曾在幼儿园授课，带着一班幼儿每次后退一千万年；我们后退了六步，遇上了恐龙。



有很多很多表达的方法，这图片很不错，显示地球的存在有多少时间是有生命的；原核生物的故事约占多少，换言之地球生命有一半左右的时间只有原核生物；复杂的多细胞生物又占多少。当然，这样的比例只是简单地显示午夜前的一刻。这是看待生命史的一种方式。对宏演化有兴趣，思考和学习地质时间是非常重要；如对地质有兴趣，这也是重要。

太古初始

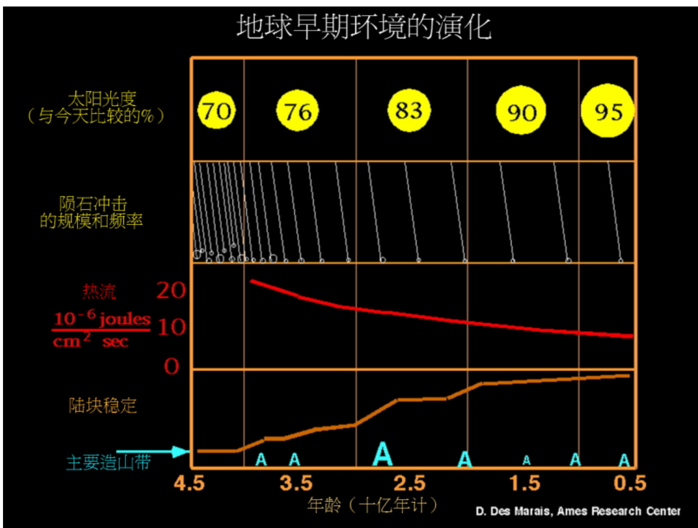
初始时，大气逐渐减少，氧气的来源是光合细菌。大气逐渐减少，需要大量补充；一旦光合细菌（除了光合，有一些是化学合成）开始产生大量氧气，地球表面有大量东西的质量需要氧化才可以有任何活性氧。这需要很长一段时间。

直到地球大概是现有年龄约一半，大气中的氧气浓度不足 0.4%。在这个氧气浓度，人类一分钟内就死掉。有证据表明大气中有活性氧存在的年代，基本上就是地球有铁矿的年代。

因此出现了可溶于水的氧化亚铁，漂浮在大海中；当大气中的氧气含量够高，氧化亚铁氧化成为氧化铁，从溶液中掉了出来，成为铁矿。这大概在二十三亿年前。

其他各种元素的过程持续。十七亿年前氧气浓度较高，有了铜。活性氧在大气中形成臭氧层，挡住了紫外线和降低突变率，可能仅仅是因为有了臭氧层，所以基因突变率显著下降，才可以孕育大型和长寿的生物。

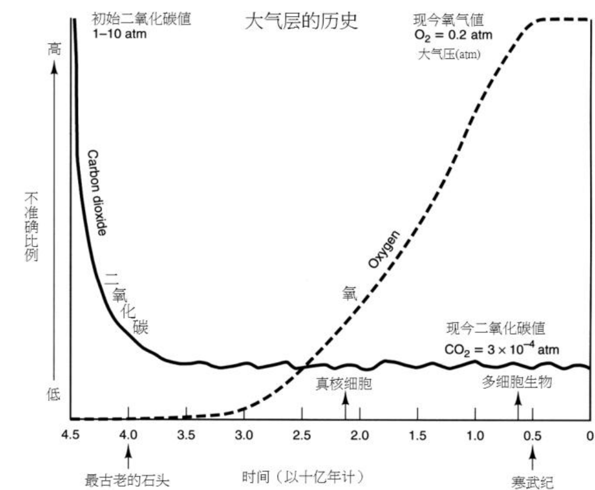
大气有了氧气，可以得出硝酸盐。硝酸盐氮是含氧的氮。没有活性氧，就没有氮肥，而这是藻类的重要营养，在三十亿年的时间，有一系列的重要化学〔作用〕持续，开始设置我们熟悉的环境。



有多种方式来看待这一点。左图来自 Ames 研究中心的 Don Desmirais。他是天体生物学家，专门研究其他行星上的生命问题，也制作了其他行星的类似图表。在我们的早期环境中，太阳的热度只是现在约 70%，大约五亿年面前已高达 95%。

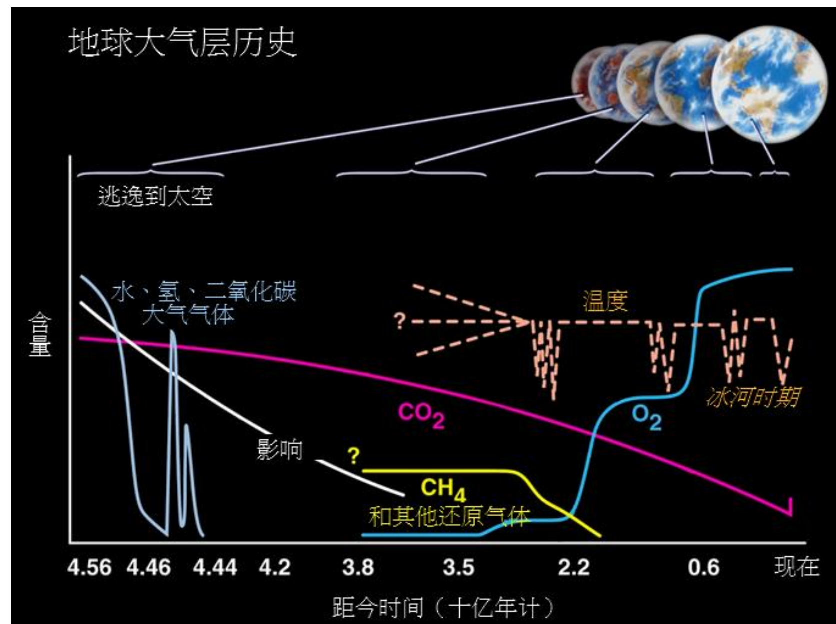
早期的地球环境是陨石轰击。因为陨石轰击是如此激烈，四周是沸腾的熔岩湖；若是遥望夜空，每天晚上会看到很多，很多大陨石。这最终逐渐减少。

从形成地球核心的熔岩流出的热力逐渐降温和稳定。虽然不断有辐射投入，但熔掉整个地球的原来热量逐渐散发。地球辐射的热流逐渐稳定。约在十八至二十亿年前形成大陆，陆块稳定下来，这些主要造山带是大块头的陆地升起造成山脉。大陆板块碰撞形成山脉至今依然持续，只是大陆地壳稳定下来已经需要二亿年。



看看大气层的历史。我们目前担心：碳税，全球变暖，人类活动对大气中二氧化碳浓度的影响。但在太初时期，二氧化碳的水平要高得多。大气层的二氧化碳甚至高于 100%，因为当时的密度较高，后来吹走了。二氧化碳已下降约三倍至 10^{-4} 大气压。这实际上是小成份。

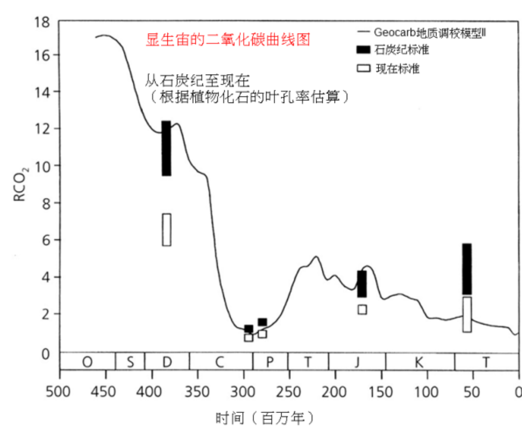
氧气增多，可能在五至六亿年前已达到现有水平。有趣的是如稍为增多一些，这房间就会自燃。在现时的大气压，木材可在 27%氧气中自燃。



上图是看待这过程的另一方法。在开始时，有许多东西逃逸到太空：水、氢、二氧化碳、许多气体。又有陨石轰击。二氧化碳曲线走向下，氧气曲线走向上；有证据显示后者是逐级增加。

温度。我们真的不准确知道三十五亿年前的温度，但可以相当肯定在生命起源的前后，地球表面的水是液体，所以设置了 100 摄氏度的上限。在相当长的时期，温度有多个有升有降的周期，而且出现了一些重大的冰河时期。

如何得知这一切？一个方法是看看植物化石叶子的气孔率；植物经历演化然后有了叶子，大概是三亿年之前。这已经校准。如大气中的碳较少，植物的叶子必须有更多气孔，嘴巴大了喂食才可以更有效率。如大气中的碳较多，叶孔较少或是较小。这可以划出曲线图和估计。



看来似乎从奥陶系(O)一直到二迭系(P)大气中的二氧化碳大量减少，然后重新注入，一直至三迭纪(T)，然后逐渐下降到目前的水平。稍后谈论当二迭纪生物灭绝事件时，记住这二氧化碳含量突然下降事件。地球以往比现在更像是温室。

大气中原有的二氧化碳去了那里？

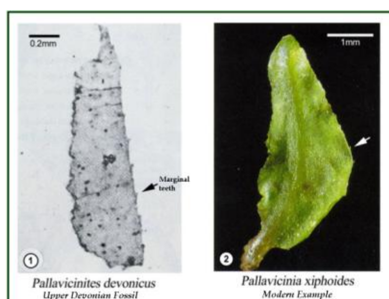
碳汇	十亿吨	%
沉积岩的石灰石	40,000,000	79.92709%
沉积岩的有机碳	10,000,000	19.98177%
海洋中的碳酸离子	37,000	0.07393%
化石燃料	4,200	0.00839%
沉积岩和土壤中的有机碳	1,600	0.00320%
海洋中的碳离子	1,300	0.00260%
海洋中已溶解的二氧化碳	740	0.00148%
活生生物量	760	0.00152%
大气中的甲烷	10	0.00002%

仔细看看，地球的碳余额是极为取决于岩石发生什么事，碳进出岩石的循环只要有小许地质变化，碳是否因为板块进程而减少，会大大影响大气中的碳成份，尤甚于燃烧化石燃料或地球的覆盖林木，后者是图表的「**活生生物量** living biomass」。这些过程有缓慢，有快速。

生命建构地球



如看看生命如何建构地球，其中很重要的事情是生命制造土壤。地球要有复杂的植物，才可以有土壤；土壤是由植物精心设计和创建的东西。首先在土地上出现的可能是苔纲植物[138]。



第一个〔植物〕化石是石松，这发生在约四至五百万年前。[139]



有些土壤化石有根在内，这些根指出真正树木第一次出现在约三百五十至四百万年前。以地球的年龄来说，这是相对较新近的。[140] 现代土壤有许多分层，也有石炭纪植物

[138] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/06/Haeckel_Hepaticae.jpg
[139] http://www.ohio.edu/plantbio/vislab/moss/dunn1.html

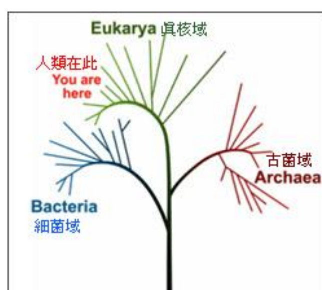
的种子作为证据。这大概在三亿年前，地球的大多数煤矿在这刻打下基础。

沿着纽约以西的 80 号州际公路，跨越新泽西州来到宾夕法尼亚州，在特拉华河谷仰望，会看到从塔科尼克山脉冲刷下来的河流。

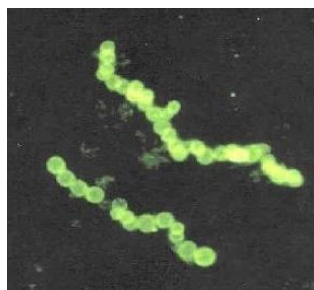


特拉华河谷 Delaware Water Gap[141]

河谷非常整齐，保存了五亿年前沿河而下的东西，迹象显示有很少土壤。河谷基本上是在造土过程之前或初期形成，盘古大陆约在五亿五千万至六亿年前形成，也形成了河谷的山脉；当时导致的塔科尼克造山运动，在康涅狄格州和纽约州的边界堆高了一系列山脉，有喜马拉雅山那么高，但没有任何森林；因为根本没有植物稳定土壤，侵蚀率非常高。可以看到特拉华河谷从山脉冲刷下来的东西全洗掉了。如果在五亿年后回来，喜马拉雅山也将侵蚀不见，但会带来冲刷而下的土壤。



在过去真的设置了地球，而且以后会继续这样做的是古细菌和真细菌，在碳循环中发挥巨大作用，生产和氧化甲烷，把二氧化碳固定下来。在氮循环中，细菌把大气中的氮固定为氨；把氨氧化变成硝酸，把硝酸除去氮成为氨。这种生物化学是一如其他，是基本的东西。地球上所有蛋白质中的氮主要源自细菌的过程。就是这样从非生物世界进入生命世界。



硫细菌[142]是非常古老，演化的环境中生命系统能量大部分来为是来像硫磺这些东西，不是阳光；硫化氢经氧化成为硫酸，硫酸减少成为硫化氢。铁细菌把铁质转化为铁离子，影响着锰和铜矿的退化。

现在，海洋底部山脊的许多地点有这样的扩散，或是有热流把海水穿透海洋地壳，海洋地壳下还有细菌，生活在从地壳渗喷的化学热

140 http://www.geo.arizona.edu/palynology/geos462/32soils.html
141 http://www.flickr.com/photos/nicholas_t/55350882/ (Creative Commons 條款)
142 http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/oceancolor/additional/science-focus/images/sulphide_bacteria_crop.jpg

汤，产生化学反应，往往留下金属矿床；太平洋海底满布锰核，有人打算开采深度五公里的矿床。

深入地球地壳，会发现生物圈延伸到我们脚下数公里；在这深度，细菌依然活跃在土壤中。它们积极建构我们生活的环境，和提供很多我们只是认为理所当然的服务；坦白说，直至最近百年我们才略有所闻。

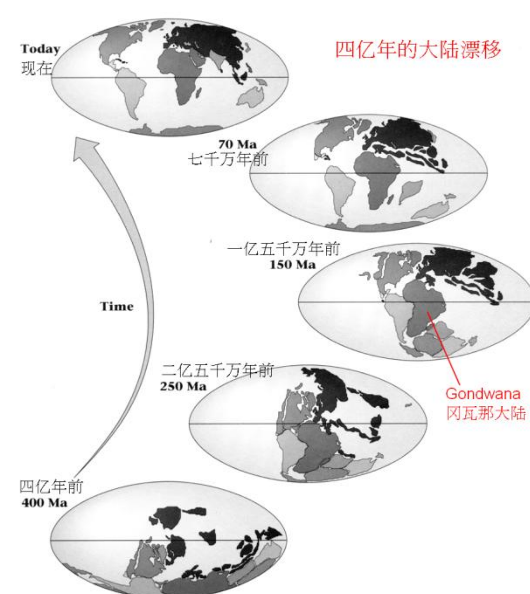
这些都是地球生命如何被修改的各方面。地球是如何修改生命？这课程至少有三，四大篇幅的章节。其一是通过大陆漂移，另一是冰河时期；大规模灭绝，以及地方灾难。大陆漂移和大规模物种灭绝的规模都超出亿万年的尺度。

冰河时期有两个尺度。地球史上有相对较冷的时期，基本上已经至少有三次十分寒冷的时期。但在那些较长的寒冷时期，冰川多次进退。北美洲冰期长达二百五十万年，冰川进退约十五次。

地方性灾难取决于特定类型。这些灾难发生在不同时间尺度。所有这一切是说明地球过去的配置，不管是地方性或各大洲，或是地球的温度，或者期望能否在安全的环境生活，有时是与目前所见的非常不同。

要了解演化，重要的不仅是培养对「地质时间」的认识，还要培养对「不同时间」的认识；有时地质时间真的很不同。这是以下讲课的要点。

大陆漂移

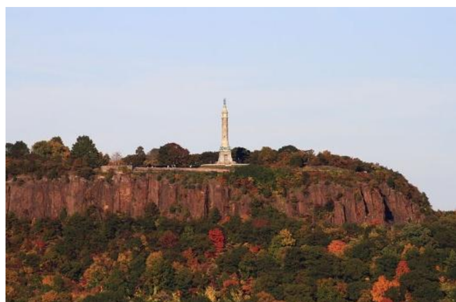


图片是过去四亿年的大陆漂移。顺便说一句，人们在研究可以回溯十亿年的模型。当然，回溯的年代越久远，重建的困难越大，因为各大洲已经多次在长期循环中走到一起，又再分开，并消灭了历史痕迹。试图重建大陆漂移实在是大工程。

我想指出一些事情。冈瓦纳古陆较早之前有盘古大陆，当时各大洲连在一起。南美洲、非洲、南极洲、澳大利亚以及印度黏在一起有一段时间，后来分开了。



有一些有趣的事情。纽黑文灯塔公园[143]有一些岩石，追踪最接近的亲属岩石，是在大洋另一边的摩洛哥拉巴特。海洋两边有同类岩石。这是二亿五千万年前发生的事。



East Rock[144]有多大年纪？East Rock 有二亿二千万的岁月。当大西洋分裂时，有一系列的裂痕，一个成为大西洋，另一成为康涅狄格河谷。

它没有全部裂开，只是部份裂开，山谷被流下来的熔岩填满，然后熔岩的向西方倾斜，有多处裂开，形成 East Rock, West Rock，从马萨诸塞州中部到佛蒙特州南部都有这些地势。这是大规模的熔岩流，填满了大裂谷，就在这里发生。




[145]











当冈瓦纳大陆分裂时，在生物生活在其上。鸵鸟目鸟类不会飞，不会游泳，只是随着岩石块四处漂流。有趣的是想想冈瓦纳古陆分裂时，这些鸟类的祖先已经生活在广泛的地理环境。可以利用分子谱系分析各大洲的鸵鸟目鸟类，就可以把它们连结起来。

---

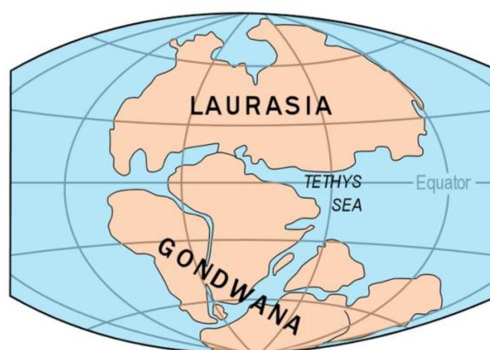
[143] http://farm2.static.flickr.com/1012/804658951_0705784383.jpg

[144] East Rock（图片取自维基百科）

[145] 鹬鸵（新西兰）；鶆（南美洲）；恐鸟（新西兰）；象鸟；鸵鸟（肯雅）；鹤鸵（图片取自维基百科）

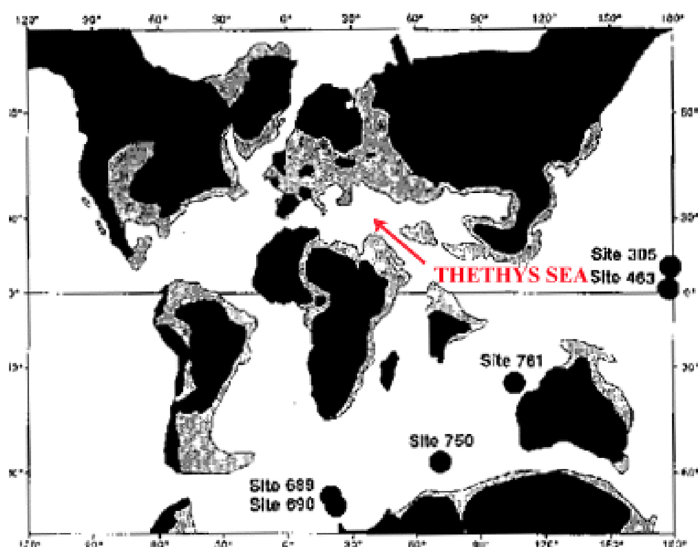


[146]



TRIASSIC
200 million years ago [147]

特提斯浅内海 Tethys Sea 连系东亚–北美洲东部。



盘古大陆 Pangaea 解体时还有另外一些事情。（参考：维基百科盘古大陆漂移动画。）劳亚古陆(Laurasia)北上，冈瓦纳古陆(Gondwana)南下。在这期间，一段时间，两者之间曾存在特提斯浅内海(Tethys Sea)。上图是五亿年前始新世各大洲的位置。顺便说一下，始新世气候温暖，是热带时期。

当时有温暖的地中海〔气候〕海岸线从北美洲东部通过尼泊尔，延伸到现在的中国东部。这是在印度向北漂流，以及非洲北部封销了南亚之前。

[146] 盘古大陆（取自维基百科）
[147] 特提斯淺內海(Tethys Sea) （取自維基百科）

这情况可以解释为何北美洲东部阿巴拉契亚山脉和中国有一些相似的植物，还有许多相似之处。在这遥远的地理距离，杜鹃、琼花和某些树木物种有亲缘关系，有人认为这是五千万年前种子通过一条走廊的遗迹。

冰河期

冰川又是什么一回事？有一些相当深浚的地质年代。大大小小的冰河期约有十五次[148]。

全球四个主要冰河期[149]			
国外冰期名称	中国冰期名称	距今发生年代（万年）	地质年代
古萨（Guniz）冰期	鄱阳冰期	137-150	侏罗纪末
民德（Mindel）冰期	大姑冰期	105-120	白垩纪
里斯（Riss）冰期	庐山冰期	10-32	第三纪渐新世
沃姆（Wurm）冰期	大理冰期	1-11	第四纪更新世

奥陶纪有冰河时期，二迭纪有冰河时期，更新世有冰河时期。在寒武纪之前的冰河时期很有趣，地球当时可能是完全冰封。不管是否靠近赤道，在岩石中有遗迹可以找出是什么纬度，岩石也有遗迹指出当时有多冷。这些遗迹通常是碳和氧这些东西的同位素比值。

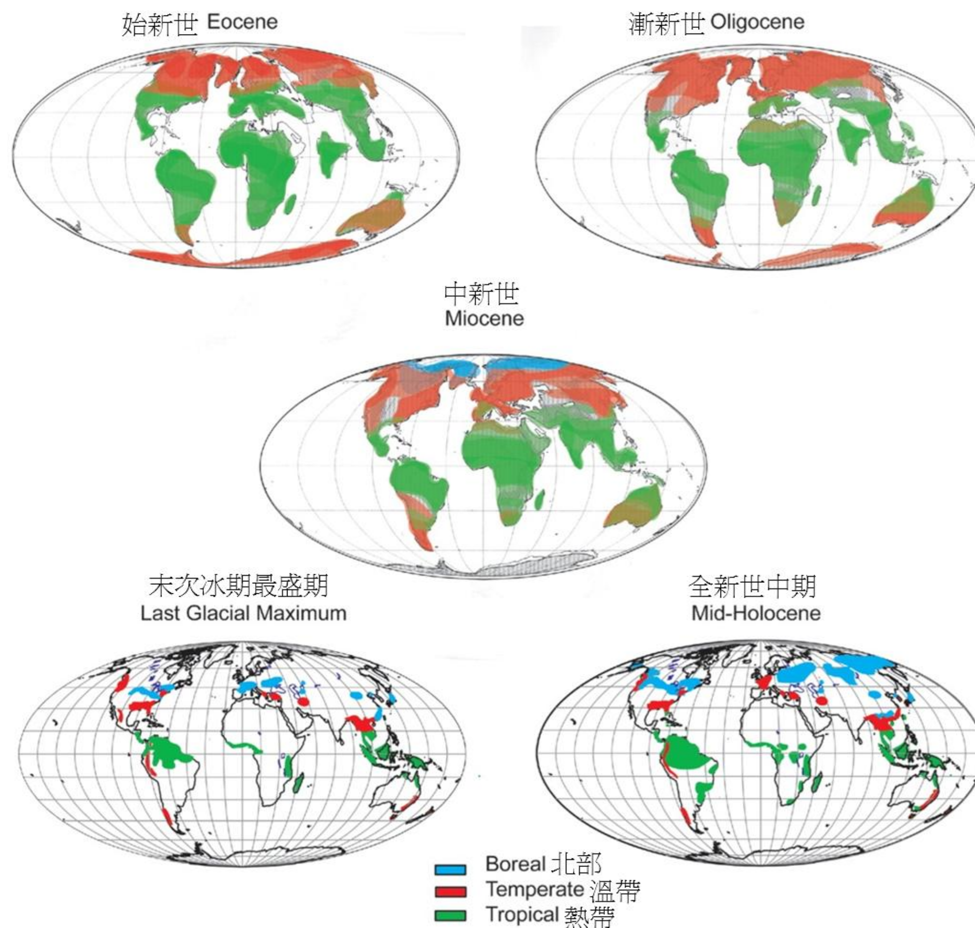
当其时整个地球可能是一个雪球，只有非常，非常接近赤道的东西可以穿透；地球可能是一个雪球，世界各大洋全被冰覆盖。这是有趣的难题，人们有不同猜测和意见，因为问题是如此难以解决，没有很多数据，这是在很久以前。

二迭纪的冰川时期有较深入的研究。记住在二迭纪时，冈瓦纳古陆仍然是一大块，大约在二亿二千五百万年至二亿五千万年前解体。南部的冰层实际上连接这些大洲陆地。在巴西可以找到由冰川刮落，来自非洲的岩石。

在板块构造理论之前，没有人想到这是如何可能发生的。今天站在南非开普敦最高的桌山，仍然可以看到冰川横越开普敦在岩石上留下的槽痕，已知是有二亿五千万年的岁月。

[148] 译注：参考网上资料，所谓「主要冰河期」没有一定定义。看教授原文，主要是强调冰河期影响生物演化，因此节录一些较适合中文读者理解的资料取代部分原文内容。较为详尽的资料参见维基百科网页。

[149] http://life.nthu.edu.tw/~labtcs/Salmon/history/pleistocene_ice_age.htm



自那时以来的气候实际上大多是温暖。看看这一套地图：五千万年前；三千五百万年前；更新世中期在一千五百万年前；全新世中期非常接近现在，大约五千年前；看看地球现在有多少是温带和热带，看看始新世有多少热带。

全都是热带雨林，渐新世仍然有巨大的热带地区，中新世仍有相当不错的热带地区。但在约二万年前的末次冰期最盛期，主要热带森林减少，疏林草原扩大；热带雨林减少了只剩下几个零散小区。最大融冰期约在一万二千五百年前。一万五千年前，撒哈拉沙漠气候潮湿。我们今天生活在相对寒冷，相对干燥的世界。我们认为这是正常的。

如果在二、三万年前从极地轨道卫星俯视地球，可以看到我们现处的地方大概是在一英里半冰封之下。冰川前端把部份陆地向前推，形成美国东北部的群岛，这些都是该冰川的终碛。

（参考：中大地科远距教学系统〈冰川〉）



斯堪的纳维亚半岛和英格兰北部完全冰封，北海也是。撒哈拉沙漠气候潮湿。在撒哈拉沙漠的中央，可以看到人类岩画[150]，记录当时在撒哈拉中部生活的河马和其他事情。稍后我们会看到主要的热带森林减少。

更新世冰河时期以前是北半球的事件



这是现在的全球格局。冰是灰色，热带森林、草原是绿色，热带雨林是橙色。因此，在某些地方有热带森林庇护所。



151

如当时去到南方，现在的南中国海被水覆盖，当时有大象，老虎散步来到婆罗洲；因为当时这是陆地，有够多的水被冰封，海平面下降了很多。这些动物可能实际上是来自亚洲，最远的来到婆罗洲，但不能超越华莱士线。Alfred Russel Wallace 记录印尼的生物地理有深水通道，阻隔着这些动物不能到达澳洲或新几内亚。

---

[150] http://img1.photographersdirect.com/img/12779/wm/pd802458.jpg

[151] 华莱士线（取自维基百科）

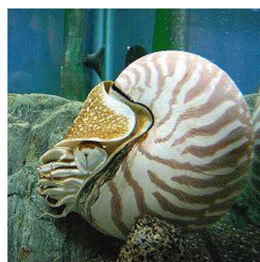
因此，海平面上升和下降，改变了大陆的边缘和动植物在其上走动的能力，这是冰川时期的作用。

大规模物种灭绝

大规模物种灭绝又是什么一回事？已经有两次这样的事件：在二迭纪末期和白垩纪末期。在二迭纪末期，不仅三叶虫消失，事实上估计海洋无脊椎动物物种有 97%在二迭纪末期消失，几乎把地球上的生命一扫而空。

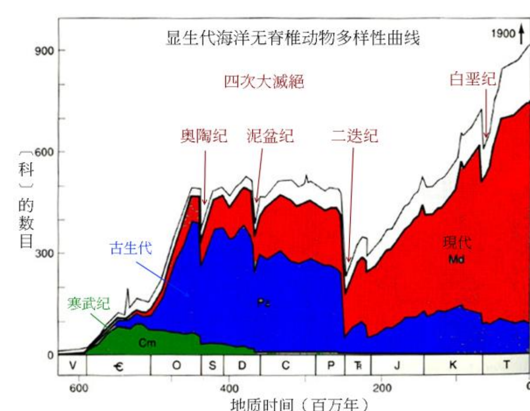
在白垩纪结束时消失的东西，如果找到我们也想看看：菊石，恐龙，以及几乎一切体重大于五公斤的陆地动物都灭绝，海洋无脊椎动物物种约 70%也灭绝。这是大规模灭绝，但最大的还是二迭纪灭绝。


[152]


[153]

自寒武纪中期至晚期，三叶虫一直存活了二亿五千万年，直至在二迭纪末期灭绝。三叶虫是菊石目，相当接近有壳的鹦鹉螺，后者可能是这家族的现代幸存者。这些弯壳动物像鱿鱼。

看看显生代海洋无脊椎动物多样性的曲线。



寒武纪(Cambrian)之前是文德纪(Vendian)，然后是奥陶系(Ordovician)，志留纪(Silurian)，泥盆纪(Devonian)，石炭纪(Carboniferous)，二迭纪(Permian)，三迭纪(Triassic)，侏罗纪(Jurassic)，白垩纪(Cretaceous)，第三纪(Tertiary)。三迭纪至白垩纪是恐龙的时代，哺乳动物在古近纪的渐新世出现。过去五亿五千万年的历史，大部份是海洋无脊椎动物的历史。

奥陶纪有大灭绝。泥盆纪有大灭绝。二迭纪有大灭绝，白垩纪有大灭绝。红色是现代动物区系，绿色是寒武纪动物区系，蓝色的动物源自古生代。图中可见几乎寒武纪所有的动物都不见了，剩下一些源于古生代的「科」；我们认为是现代的动物，其中一些源于寒武纪，在石炭纪和二迭纪增殖不少，然后在三迭纪辐射式扩散。

---

[152] 三叶葉蟲化石（作者：kevinzim，取自 Flickrs）
[153] 鹦鹉螺（取自維基百科）

什么引起大灭绝？冈瓦纳古陆分解，劳亚古陆脱离冈瓦纳古陆；盘古大陆解体。当时有大规模的火山活动，海洋缺乏氧气。今天的黑海是当时海洋的模型。

黑海水面以下二十米左右有氧气，鱼类活在其中。黑海最深处约有两英里深，从水面以下二十米至底部缺氧，气味一如臭鸡蛋。想象整个世界的海洋都是这状态：上层非常薄，氧化，清晰；其下的一切基本上缺氧：脊椎动物不可能存活，细菌独霸天下，发出臭鸡蛋的臭味。

有人提出当时在有地球大气圈外的影响。很难找到有完全正确年龄的陨石坑。没有证据不等于事件没有发生；自那时起，板块构造已广泛改造了地球表面，很可能以前有大陨石坑，但后来被除掉抹去，现在看不到。无论如何，这是众说纷纭的议题，人们想到在二迭纪末期，小行星，彗星和超新星可能影响了地球。



有可能是因为各大陆解体和大规模的火山活动，但我真的不知道是什么引起灭绝。西伯利亚有地球上最大的玄武岩熔岩流，年龄刚好是约二亿五千一百万年前，称为西伯利亚暗色岩[154]。

我们现在知道物种灭绝持续不是太长，只有数万年。事情发生在陆地和海洋，灭绝的海洋生物特别容易受到气体系统变化的影响。这暗示当时的二氧化碳含量非常高。

另一想法是西伯利亚有大量火山爆发，导致全球变暖，从而释放了大量储存在海洋中的甲烷。这是类似黑海的世界海洋。甲烷氧化成为二氧化碳，令生物中毒和窒息，灭绝基本上就是这样发生的。

岩石的痕迹指出当时被氧化的碳数量，是相等于数倍地球现有生物量。因此，碳的水平确实下降了。我相信在这过程结束时，地球大气层的氧气约为 7%，就像突然乘电梯冲向珠穆朗玛峰顶，很难处理。

（译注：以下讲解白垩纪-第三纪灭绝事件，请参考维基百科非常详尽的讲述。）

[154] 西伯利亞暗色岩的熔岩範圍（取自維基百科）



155


156

这些是对二迭纪末灭绝较为合理的假设。白垩纪灭绝只是在六十三至六十五万年前。确实知道当时有大陨石撞击墨西哥的尤卡坦半岛，可能导致物种灭绝。不完全清楚是什么一回事，也不肯定这是唯一原因。尤卡坦半岛(Yucatan)的陨石撞击可能引发印度的大规模的火山活动，原因是这样的。这陨石撞击留下的大洞称为 Chicxulub Crater。国（参见 Chicxulub Crater 陨石撞击动画。）

地球是球形镜头，如大石头扔在地球的一面，放射出来的能量会从地球的墙上反弹到另一边的某一点。另一边的这一点集中到印度西部；当时印度在越过印度洋，然后撞上亚洲。印度刚好是在另一边的那一点。熔岩流就在那里。有完全正确的日期。因此有一些理由认为这实际上可能发生。



印度的西高止山脉 Western Ghats[157]有许多印度教和佛教石窟寺，位置就是在这些熔岩流，熔岩流极其深厚，覆盖面广。这不是证明，但肯定陨石有详尽记录。



情况可能是这样[158]。陨石约十公里宽，时速约为十万英里，当然它会完全解体，碎片四溅。由于陨石撞进浅海，引发特大海啸。德克萨斯州和俄克拉荷马州有证据表明当时穿越美国南部海岸的波浪有一至两公里高。这是特大事件，燃烧的碎片下坠在整个地球。

在墨西哥可以看到火山口的外环。尤卡坦半岛的破裂石灰石路面有一系列的淡水井。在水底使用地质探针，可以看到火山口的边缘，直径距离约二百英里。这是巨大的火山口。

155 http://static.guim.co.uk/sys-images/Guardian/Pix/pictures/2009/1/30/1233336274669/Site-of-Chicxulub-crater--002.jpg
156 http://i.space.com/images/h_chicxulub_crater_01.jpg
157 印度西高止山脈熔岩流（作者：snonymousG，取自 Flickrs）
158 http://news.bbc.co.uk/nol/shared/spl/hi/pop_ups/07/sci_nat_enl_1189018470/img/1.jpg

十公里宽陨石撞击尤卡坦半岛：白垩纪末期灭绝事件	
1 秒	撞击地点(30,000 平方公里) 完全毁灭
1 分钟	地震，黎克特制第十级
10 分钟	北美洲森林自燃
1 小时	撞击溅起的东西在北美洲纷纷落下
10 小时	约一公里高的海啸淹没沿海地区
1 星期	第一批灭绝
9 个月	尘封的天空逐渐放清
10 年	严峻的气候冷却作用终止
1,000 年	大陆植被恢复；「蕨类植物爆发」终结 译注：在大小规模的灭绝事件后，植物全毁。蕨类植物的单细胞孢子靠风传播，更容易四处繁殖，因此在灭绝事件后，蕨类植物数量往往有爆发性增加。

Simon Conway Morris 重组发生的事情。岩石从天空掉下，毁灭地上的一切。然后有猛烈地震。十分钟内，掉下的岩石点燃了北美的所有森林。大约十小时后，海啸几乎淹盖了地球，海洋一公里内垂直距离的一切全被毁灭。

在广泛地域范围内，第一次灭绝可能在一星期内发生。随后九个月，大气层变得非常，非常灰尘满布，并引发持续十年的核冬天。我们知道这可能没有超过十年，因为植物没有注意到这事件。动物全都丧命，但植物种子埋在土壤，捱过了核冬天[159]。植物不是很在意这事件。大陆植被开始恢复。

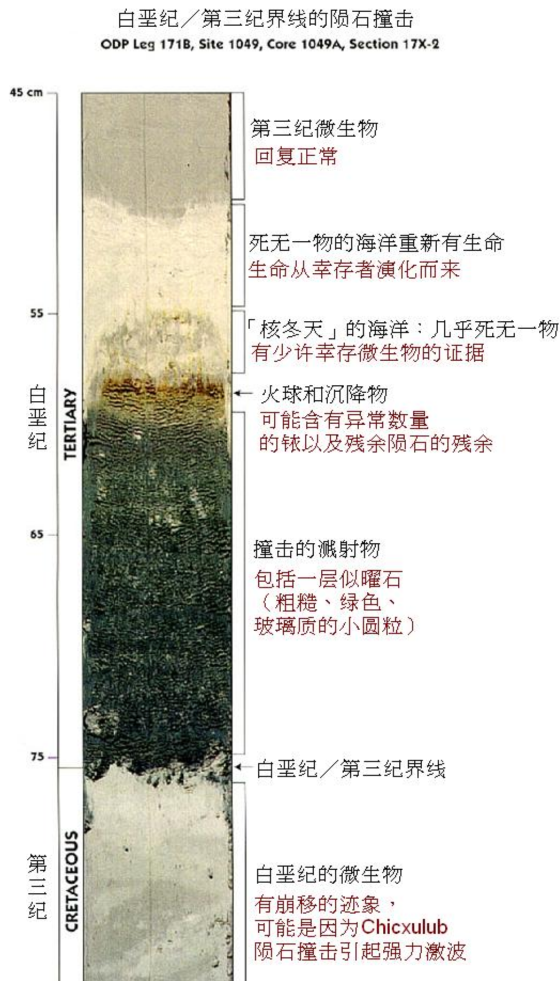
地球在其后约一千年几乎布满蕨类，但在一千年内得森林和类似的东西回来了。海洋深层水要几千年才恢复。大约要五至十万年海洋才充份氧化。

白垩纪末期灭绝事件之后	
一千五百年	深水底栖生物系统开始恢复
七千年	深水生物系统完全恢复
七万年	海洋缺氧情况改善
十万年	恐龙最后灭绝（？）
三十万年	菊石目最后灭绝（？）
五十万年	海洋生态系统开始稳定
一百万年	海洋生态系统部份恢复
二百五十万年	全球生态系统回复正常
一千五百至二千五百万年	放射性分布促成多样性
现在人类做成的灭绝，地球可能需要一样的长时间才能恢复。	

有人认为，地球某处的一些恐龙种群苟且残存多十万年才全部死掉；最后的菊石目在稍后三十万年才死光，然后有其他的事情发生。大灭绝后，地球要一亿五千至二亿五千万年才回复到陨石撞击之前的生物多样性水平。有人估计现在人类做成的灭绝，规模与陨石撞击类似，也可能需要一样的长时间地球才能恢复。

这只是一些证据。没时间提出全部。各位有心寻找，会看到一些证据。美国佛罗里达州海岸外有深海岩心，标志着白垩纪和第三纪之间的界线。

[159]注：核冬天(Carl Lagan 等科学家认为核子战争爆发后,地球上空气中烟尘弥漫,遮蔽天日,天寒地冻,一切生物终将毁灭) ﹏Google 字典



「灰层」之下：马斯垂克阶（白垩纪的最后阶段）晚期沉积物严重下滑和错乱（因为撞击后的冲击波）。「灰层」之上：达宁阶（古新世的第一个阶段）早期沉积物（没有滑下或错乱）。

灰层本身有两部分：(1)大部份(底部约 95%)是一层似曜石（粗糙、绿色、玻璃质的小圆粒）；大陆岩石被撞击和因而蒸发，冷凝后形成似曜石。(2)上层部份是一层细微的灰，这是小行星/彗星本身爆炸后的残余（这现场含有特多的铱）。

正常的海洋沉积物，速率为 2cm～= 1000 年。

1. 撞击导致马斯垂克阶沉积物下滑。

2. 然后一层似曜石如雨降下（可能在撞击后数小时发生，几天后才停止），似曜石层被撞击导致的下滑乱流所层压和排序。

3. 然后，细微灰层沉淀出来，可能维时数星期，数月；如灰层分散在够高的大气层，甚至要一年左右。

4. 缓慢沉淀（再次是每千年～2cm）。可以看到灰层顶部是零乱的，被生物扰动渗进了达宁阶的覆盖沉积物。有图表清楚显示：似曜石／灰层顶部，核心有非常突出的铱值，然后在这一层的 10 +厘米以上逐渐回复正常值。

最新研究称火山爆发可能是恐龙灭绝主因 (2008-12-18)

科学界有一种观点认为，恐龙灭绝主要是因为小行星或彗星撞击地球造成的，但美国研究人员 12 月 15 日发表的一项研究报告表明，长期持续的火山爆发可能是造成恐龙灭绝的主要原因。美国普林斯顿大学地质学家凯勒在研究报告中说，经过多年对“K-T 界线”岩层的研究发现，白垩纪—第三纪时期发生的印度德干地盾系列火山爆发是造成恐龙灭绝的主要原因。

科学家所称的“K-T 界线”是指介于白垩纪与第三纪之间的界线，大约出现在 6500 万年前。印度德干地盾系列火山爆发持续时间长达近 3 万年。大多数科学家认为，6500 万年前，一颗名为 Chicxulub 的小行星坠落在地球表面，引起大爆炸导致恐龙灭绝。1991 年在墨西哥的尤卡坦半岛发现的一个远古陨星撞击坑进一步支持了这种观点。但凯勒认为，经过对“K-T 界线”岩层沉

> 淀物的研究发现，小行星撞击地球的时间发生在“K-T 界线”形成前约 30 万年，但它并没有造成生物灭绝；相反，印度德干地盾系列火山爆发的时间与“K-T 界线”形成的时间最接近，所以有理由认为，火山爆发才可能是造成恐龙灭绝的主要原因。
>
> “K-T 界线”=白垩纪和第三纪之间的界线

撞击的喷发物基本上是玻璃质的似曜石小圆球和类似的东西，还有石英。「铱异常」很著名。陨石含丰富的铱，地球表面很少；这些东西有很多铱。世界各地有很多这样的证据，指出这是大事件。

这是白垩纪末期大灭绝，似乎与陨石有关，可能不只是因为陨石，也有可能与火山喷发有关。我想略略提到地方灾难，时间更加频繁，只是为了说明在较短的时间内，有时情况会是相当不寻常。

大地震

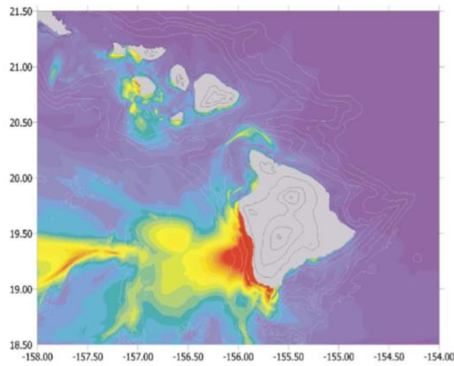
2006 年有印尼大海啸。每世纪都有几次这样的事件。我们这一代没有经历接近喀拉喀托 Krakatoa 或坦博拉 Tambora 程度的火山喷发。而喀拉喀托爆发是小于坦博拉的，但这些事件已引起海啸和全球变冷。

巨大的火山喷发。上新世期间，喀斯喀特山脉火山爆发，火山灰降落在二千英里外内布拉斯加州的披毛犀牛群。义大利那不勒斯的 Phlegrean Fields 爆发时，火山灰落在基辅。Phlegrean Fields 仍然活跃，座落在那不勒斯人口稠密的郊区。拥有物业的业主要担心房子的地下是什么。火山爆发相当罕见，大概是万年、十万年一遇。

海啸

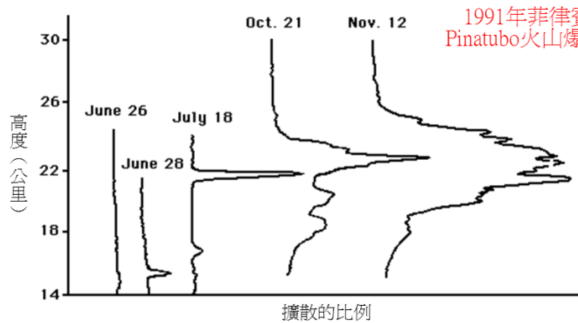
还有海底滑坡，能够产生巨大的海啸。如尼罗河三角洲，或密西西比河三角洲，亚马逊三角洲的结构变得不稳定，整体滑下深水区，一口气泻下以立方公里计算的沉积物，会产生巨大的海啸。还有超级洪水。以前发生在华盛顿州东部，以及在西伯利亚和加拿大曼尼托巴省。当冰河时期结束，冰川融化，就会有超级洪水。

这是超级海啸的例子。大约在十二万五千年前，夏威夷西岸滑落大海。一块约二十公里宽，一至二公里长，八公里高的岩石落在海底，这一刻的时速足足有三百公里，把岛上约一公里长的陆地推到约二百公里外的深水层。在这深度的海洋，这时速刚好造成海啸。



这地质模型说明海啸有多高。滑坡是灰色陆地的红色区域，然后海啸向外扩散，实际上是超越了 Lanai 岛的顶部。左侧的比例尺是公尺。红色是海拔一千英尺。这海啸的最高点是在 Ho'okena，图片显示有二千四百英尺。

以往这里已有前科，岛屿其他部分跌落在不同地点。有环珊瑚是海拔约一千五英尺，这是由于在早期的海啸；一个超级海啸把海水送到 Lanai 岛顶端的海水湖。有时冲浪来大了。这些波浪真吓人。



1991 年菲律宾 Pinatubo 火山爆发可以说明威力如何。火山把惊人数量的火山灰喷放到大气，高达海拔二十二公里，导致随后数年全球变冷和美丽日落。





数千年前，美国华盛顿州东部的堵塞湖因冰坝破裂，一泻而下流入哥伦比亚河；超级洪水高约一公里，冲走很多陆地土壤。[160]

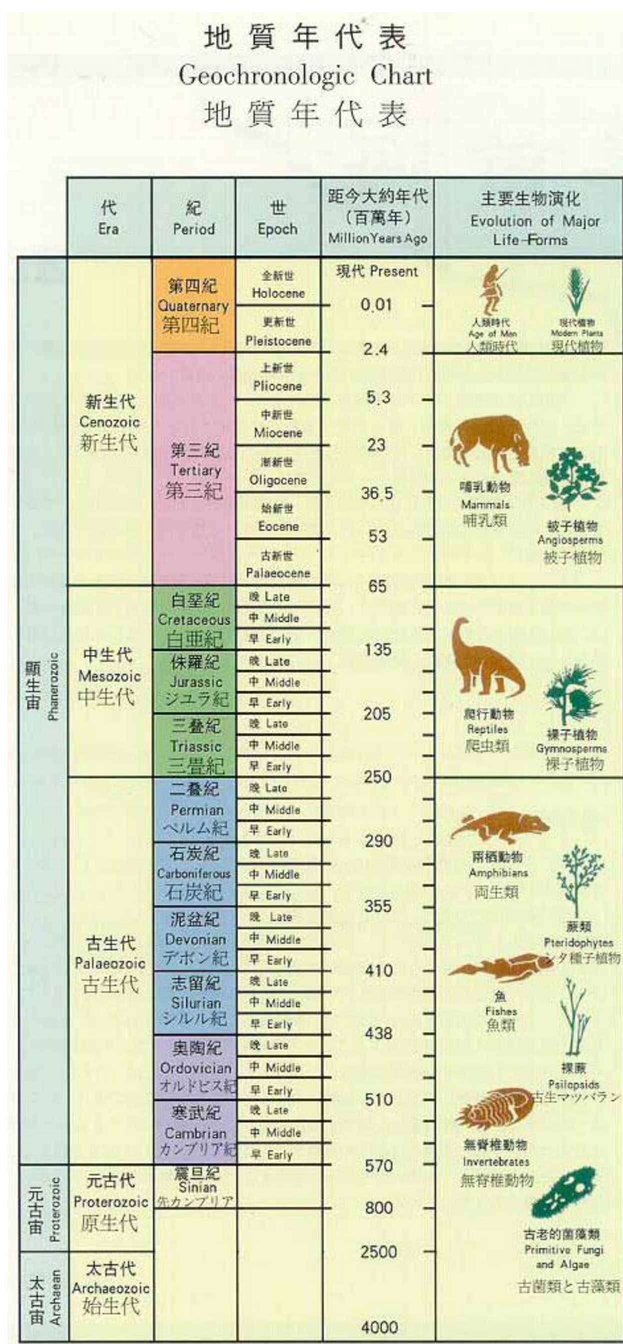


这样规模的洪水轻易搬动这些巨石一百公里。

[160] 图片和补译资料 http://www.cbc.ca/documentaries/passionateeyeshowcase/2010/superflood/

这一讲是要告诉大家，生命改变了地球，主要是细菌；地球内外的环境偶尔对生命有重大影响。宏演化的观点描述的世界，与我们真正经历的本质上有所不同。下一讲利用化石记录重建一些大事。

第十九讲：化石记录和生命史



今天以第三种方法看看地球的生命，这是关于化石记录和生命的主要群体。还记得第一种方法是看看重大转变以及涉及的问题。第二种方法描述演化发生的地质剧场，看看生命如何塑造地球，以及地球如何塑造生命。今天是看看本身有独特和重要资讯的化石记录。

请大家温习地质时间。要花一些时间才可以牢牢记住。名字不熟悉，时间深度惊人。要理解地球的演化，这是非常必要的框架。这一讲谈论一些大事件，主要的扩散和仍在扩散的组群，正在消失或已消失的组群，在特殊情况灭绝的动物，最后提到演化停滞和提到 Cope 法规。

特别留意寒武纪之后的事物：显生宙分为古生代，中生代和新生代；「代」分为「纪」，其中一些「纪」是以大规模灭绝来结束。世界各地的地质学家看得出他们研究的不同岩石其实是同一类型，石头含有的化石是在一定时间在世界各地消失的东西。

例如，三叶虫在寒武纪出现，在二迭纪末期消失。世上任何有三叶虫化石的岩石必然是源自古生代。菊石多次出现和消失，在白垩纪结束时最终消失。任何有复杂菊石化石的岩石必然是中生代。

这些地质时代[161]的「纪」实际上是利用化石来定义；通过对比化石的类型，全球研究人员协调彼此的记录。二十世纪后期有了放射性定年法，研究做得越来越好。白垩纪大灭绝之后是新生代。新生代是哺乳动物的时代，中生代大概是爬行动物的年代。新生代可细分为古新世，始新世，渐新世，中新世，上新世，更新世。

161 http://mkd.lyge.cn/a11/001/06-1.jpg

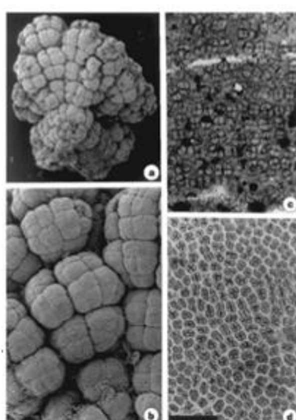
过去的一万年是全新世；这是冰川融化之后的时代。粗略地讲，地球在古新世和始新世重新补充本身的生物多样性。以哺乳动物科和类似动物而论，现代的生物多样性水平大概与渐新世持平。数哺乳动物目源自古新世和始新世。

细胞生命

看看一些大规模事件，最有趣的是什么时候有了多细胞生命？中国的磷酸盐矿床保存着微小的化石，绝对惊人。这是在十年前发现的。

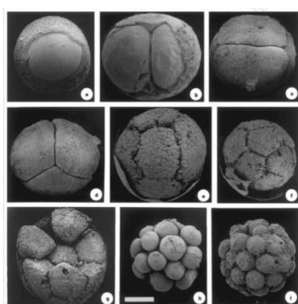


澄江帽天山页岩发掘出来的圆筒帽天山虫化石，是寒武纪早期中段的生物。（图片取自维基百科）



化石来自中国云南省澄江县境内 40 多处散存的寒武纪多门类古生物群遗址，距今约 5.20 亿到 5.25 亿年，主要集中于帽天山的页岩，开始发掘于 1984 年。它的特点是动物体内没有矿物质的软组织部份保存得非常好，称为「澄江动物群」。

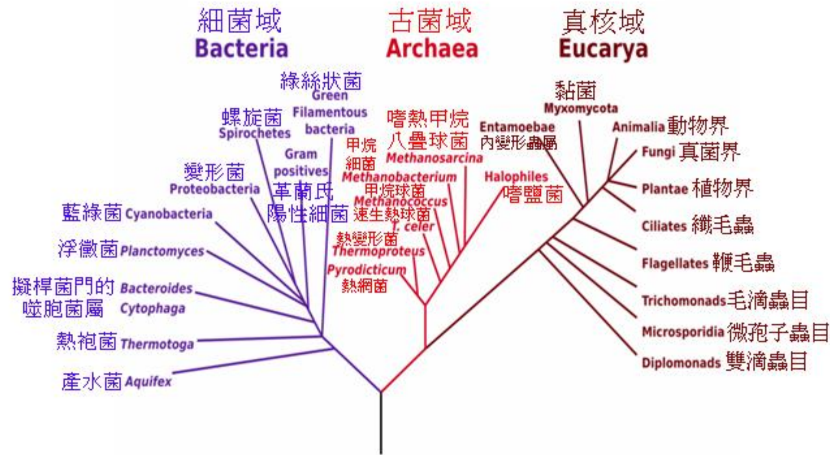
寒武纪前二千万年是元古宙末期埃迪卡拉纪的文德期。在干涸湖泊或小湾，盐结晶完美保存着藻类。这些显微照片是多细胞藻类的微体化石，其中一些甚至可以看到有丝分裂的纺锤体。



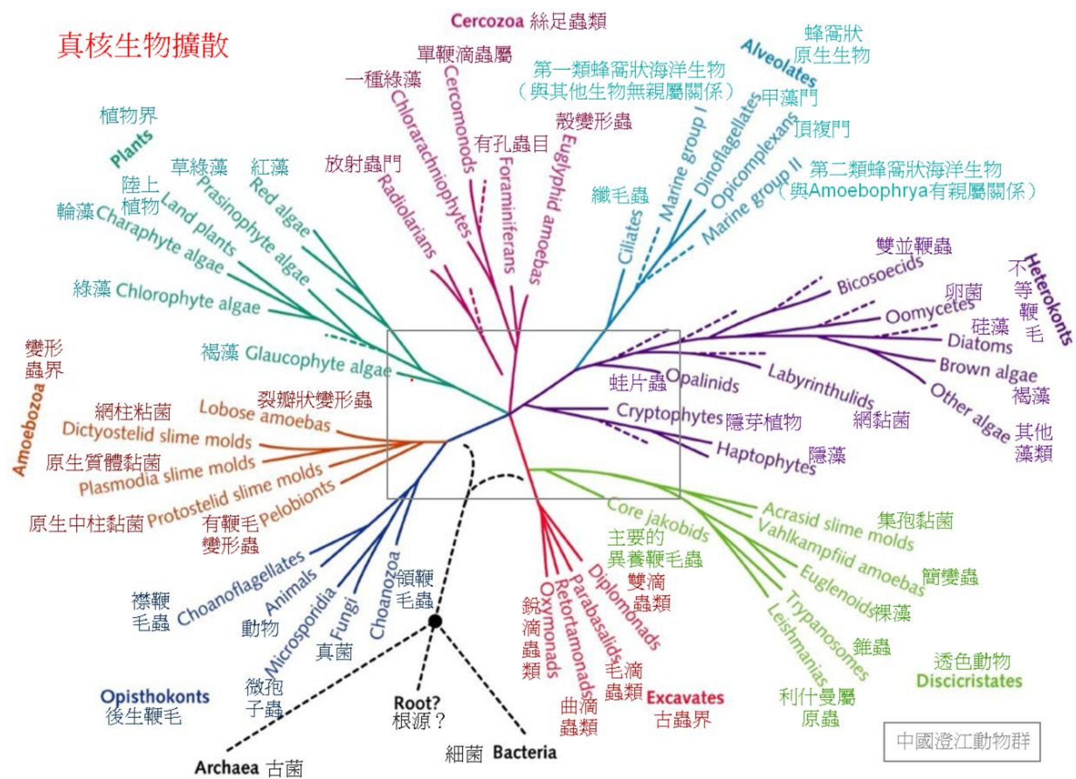
同一时代在中国形成的是多细胞，两侧对称动物。这些看起来像甲壳动物的早期细胞分裂。这是寒武纪之前二千万年，暗示寒武纪之前二千万年已有甲壳动物，非常有趣。

分子系统发育研究指出，要是研究分子而不是研究化石，十亿年前已经有真核的扩散；即是在有多细胞结构之前，真核细胞制造原生生物。许多群体可能在寒武纪之前已有分歧，这些微体化石支持这观点，但化石没有痕迹。有的只是标志，有的只是这些类似甲壳动物的胚胎。

如果这是真的，那么属于寒武纪的大型动物首批化石，可能只是记录以前的软体动物开始取得骨架的事实；大型动物肉眼可以看到，有硬体部分，有内骨骼或外骨骼。这些群体以前已经存在，只是不能转变成化石，很可能是因为与天敌共同演化。



这图片似乎是发生的事情。提醒各位生命树有三大组群。放大的部分如下。

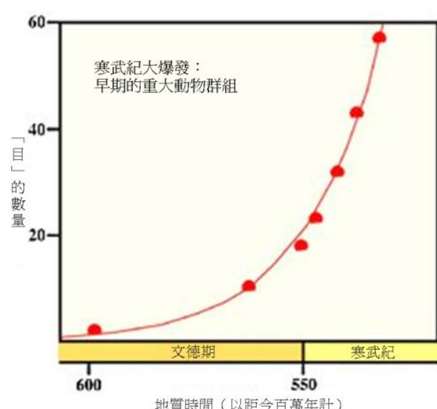


中国澄江动物群微化石大概是在五亿七千万年前。绕着生命树走走：「哦，从我们以为是生命起源分支出来的一切，很有可能是在同一时间存在，但我们没有化石记录。」这意味着分子发育学的含义：从共同祖先传承的一切可能是同时存在。这意味着所有这些其他分支以前都在那里了。

参考：黄俊霖〈达尔文的生命之树〉
参考：钱锟〈挑战演化论的澄江化石群及“动物大爆炸”〉

大多数这些其他东西都是单细胞生物，不期望它们留下化石。很久以前可能已经有黏菌，变形虫和眼虫以及林林种种类的藻类，只是没有它们的化石。因此，能够同时处理分子系统学和化石是重要的，因为两者相辅相成，可以得出只是单一方面不能得到的推论。

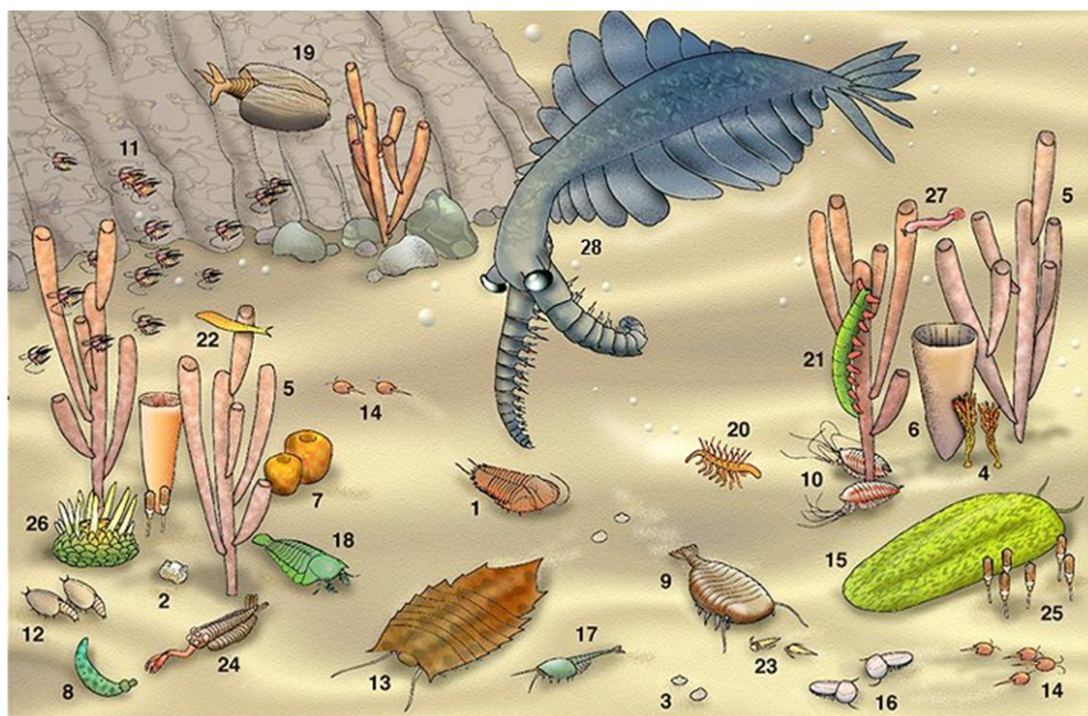
生命多样性大爆发



寒武纪发生什么大事？这是化石记录开始说故事的时候。化石记录是相当支持寒武纪生物多样性大爆发的想法。左轴是动物群体「目」的观察数量，有相当多海洋无脊椎动物类群；寒武纪末期开始有脊椎动物；并且以相当快的速度变多。

有趣的是动物化石记录中没有出现重大的体躯决定。植物有这样的规划，但动物就好像在五亿五千万年前有了一次多样性的爆发后，所有的重大体躯决定冻结，之后再没有新的动物种类。这问题令人费解，一直没有彻底解决。为什么会这样？

> Hamlet：「Horatio，天上人间的万事万物，多于你的哲学梦。」
>
> 莎士比亚《王子复仇记》第一幕，第五场



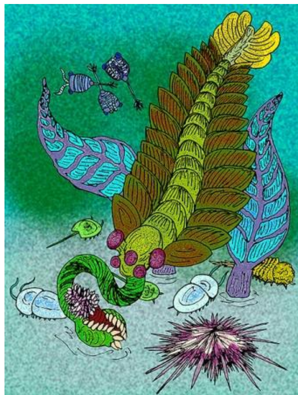
在上图，三叶虫生活在许多一般没有保存的物种。典型的寒武纪外群可能只生产三叶虫，鳃足纲(2)，软体动物(3)和海百合(4)。这是全部寒武纪生物群的一小部分，加拿大卑诗省 Burgess 页岩的寒武纪化石名册更为详尽。那组群包括多种海

绵：Vauxia(5)，Hazelia(6)和 Eifellia(7);腕足动物：Nisusia(2); 曳鳃蠕虫：Ottoia(8); 三叶虫：Olenoides(1)；其他节肢动物，如 Sidneyia(9)，Lecnchoiia(10)，Marella(11)，Canadaspis(12)，Helmetia(13)，Burgessia(14), Tegopeite(15), Naeaoia(16), Waptia(17), Sanctacaris(18) and Odaraia(19)；叶状假足类：Hallucigenia(20)和 Aysheaia(21); 软体动物：Scenella(3);棘皮动物：Echmatocrinus(4)和脊睡物：Pikais(22);其他怪异动物有 Haplophrentis(23)，Opaginia(24)，高角杯虫 Dinomischus(24)，微瓦霞虫 Wiwaxia(26)，阿米斯克毛颚虫 Amiskwia(27)和奇虾 Anomalocaris(28)。S.M. Gon III 构图和线条画; John Whorrall 着色, 2002。

看看其中一个社群，内中有一些极其奇怪的生物。它们不是巨大的。寒武纪海洋中的抹香鲸巨人是奇虾(28)，它是捕食的节肢动物，有一些有趣，类似触角的天线，它游来游去，是海洋中最大，最难看的东西，只有这么大。

在寒武纪的海洋潜泳，不必担心白鲨鱼。你实际上是最大，最卑鄙的东西。这是有趣的观察。在化石的历史，一次又一次见证生物从小到大。开始时体积小，寿命短，每一代的时间短，后来变大，长寿和每一代的时间长。

这不是说大生物取代小生物，而是大生物加进来。就像社群最初由小生物主导，而且持续存在，但会演化出大生物。这就是后来开始发生的过程。



这些海洋中有一些东西到处乱跑，现在没有了。当时有三叶虫，极为令人费解的动物。这是欧巴宾海蝎 Opabinia [162]，皮博迪博物馆馆长 Derek Briggs 最喜爱这些动物。英国广播公司有很多这生物游泳和走动的漫画。Briggs 研究寒武纪社群的形态功能。有兴趣的话，可以邀请 Briggs 来演示。欧巴宾海蝎已不存在，但还是有类似的生物存在。

这是曳鳃蠕虫(8)[163]，目前还有曳鳃蠕虫，外形看起来差不多。现在可算是活化石。





这是甲状虫[164]，今天还生活在澳大利热带雨林，而不是生活在珊瑚礁。

[162] 欧巴宾海蝎（图片取自维基百科）
[163] 曳鰓蠕蟲 Ottoia http://park.org/Canada/Museum/burgessshale/NK24.GIF
[164] 現在的甲狀蟲(Onychophoran) http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/_0_0/cambrian_16



寒武纪至少有三个软体动物纲，有石鳖，蜗牛，鱿鱼，章鱼和菊石。环节动物最大的组群是多毛纲[165]：最熟悉的可能是寡毛纲的蚯蚓。多毛纲有四十三科，这颇为主导的组群已在大海生活了五亿五千万年。

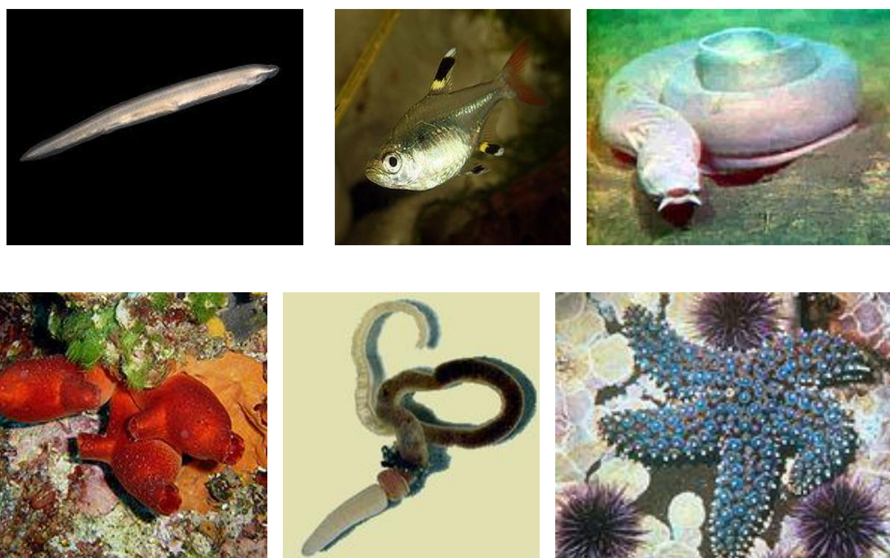
[166] [167] [168] [169]

开始有节肢动物，例如三叶虫。螯肢动物就是马蹄蟹，蜘蛛和它们的近亲。也开始有一些甲壳动物。现存的腕足动物例如有海豆芽。在马来西亚珊瑚礁潜水，会看到很多腕足动物。世界各地的深水区都有腕足动物，但很长一段时间数量已逐渐减少。



棘皮动物[170]

165 多毛綱 http://www.handbook.unsw.edu.au/images/userimages/SCI/BIOS2031.jpg
166 腕足動物化石(*Platystrophia ponderosa*) （取自維基百科）
167 馬蹄蟹（取自維基百科）
168 蜘蛛（取自維基百科）
169 Lampshell 海豆芽(http://www.gulfspecimen.org/catalog/specimens/PhylumBrachiopoda.html)
170 http://www.dnr.sc.gov/marine/sertc/web_echinoposter.jpg



脊索动物：文昌鱼　玻璃彩旗　盲鳗　海鞘　柱头虫　海星（取自维基百科）

还有棘皮动物。棘皮动物很有趣，因为它们是脊索动物的姊妹群，这意味着脊索动物在当时已偏离棘皮动物，但没有形成化石。早期的化石有文昌鱼，这细小，一英寸长，半透明，类似蝌蚪和鱼的脊索动物，就是脊椎动物的祖先，但可能不会形成化石。棘皮动物是两者偏离的最好手上证据。

棘皮动物曾经有爆发性的扩散，形成许多「纲」，包括海星纲的海星；海参纲的海参等等。时至今日，棘皮动物还有六，七个纲，但在寒武纪时大约有二十五或三十个，大多数已经灭绝。S.M. Gon III 彩图有许多生物是已经灭绝的棘皮动物。



五亿五千万至五亿年前，动物界在寒武纪有大爆发。植物界非常不同。植物的多样性是非常稳定，演化更有节制。植物较迟登上陆地，主要群体较后才到步。动物群体全都源自海洋，但植物的多样性大多源于陆地，因此植物不得不登上陆地。

约四亿年前，泥盆纪的化石记录出现了藓类和蕨类植物。裸子植物实际上有三亿五千万年历史，例如松树，冷杉和它们的近亲；它们在早石炭纪出现，一直到今天还在演化，变得更多样化和复杂。有一些可识别的裸子植物有三亿五千万年历史。[171]

开花植物在什么时候演化，取决于是研究分子或化石。分子研究表明这可能是在二亿至三亿年前的石炭纪至二迭纪至三迭纪。有人不相信。真正确凿的证据当然是化石，这大概是在晚白垩纪。化石记录有七千五百万年的被子植物。

---

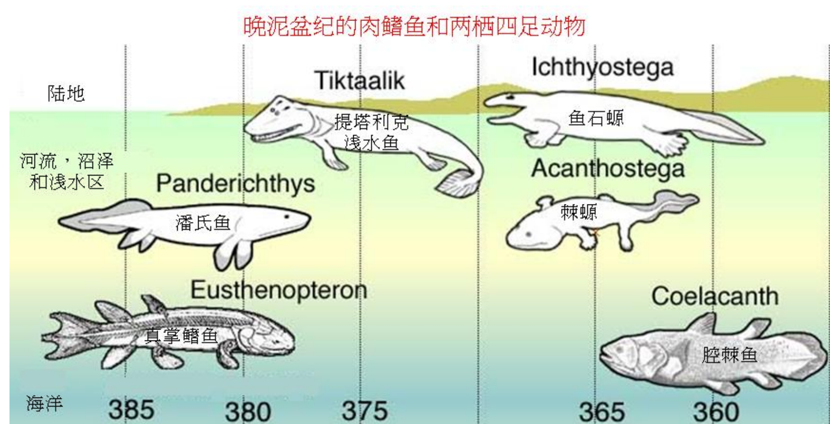
[171] Ernst Haeckel 所著 *Kunstformen der Natur*《自然界的藝術形式》的苔蘚植物插圖（取自維基百科）



陆地上的第一株植物有可能是苔。图片是叶状苔，看来颇像是潮间带常见的藻类，结构与海洋藻类也很相同，只是为了适合在陆上居住而改变。

登上陆地，要有以下的装备。动物要有不透水的皮肤。要在陆地上行走，需要肢体，因而要有肩部和髋部的支持。想在陆地生殖，而不是在水中（当然，现在还有很多两栖动物是这样做），就要有不会干燥的卵子，要有外壳和羊膜。这基本上在两栖类中发育而成，然后四足动物也有了。

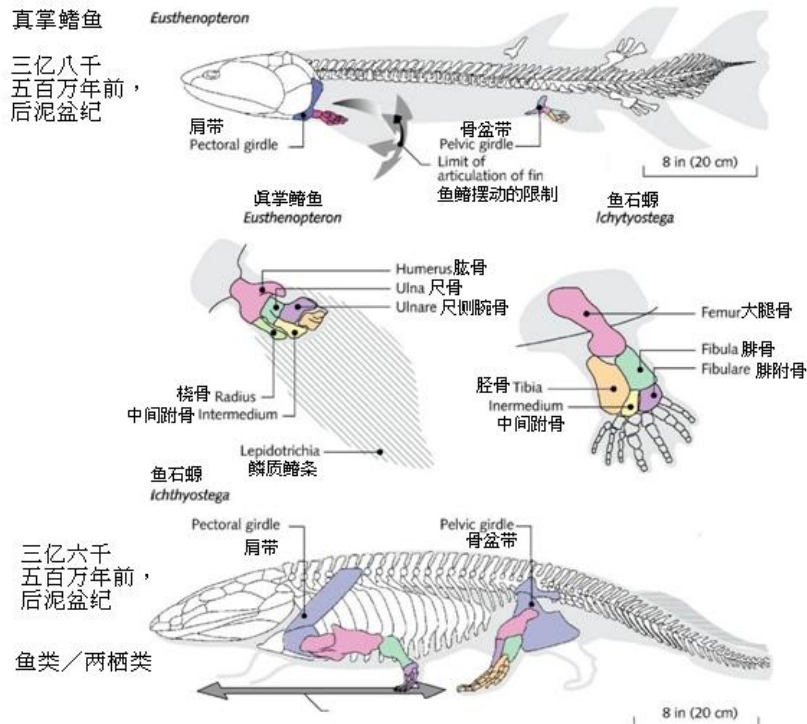
植物要有不透水的叶子。这意味着要发明制造蜡质角质层的生物化学和发育生物学。要有气体交流的手段，所以不得不发明气孔，气孔调节二氧化碳和氧气的进出。还需要有根，抗病孢子，最终还要有种子。要登上陆地，就有这么多的东西要演化出来。这是重大的事件，复杂，又花时间。



看看登陆的脊椎动物。图片是一些晚泥盆纪的肉鳍鱼。这小组群似乎已出现了与腔棘鱼（源自肉鳍鱼）有关连的四足动物。真掌鳍鱼实际上是中上层鱼类，不是在干涸的舄湖爬来爬去，似乎是在大海中游泳。

真掌鳍鱼有四足动物肢体很不错的开端，骨架看来有一些结构性元素是生物登陆需要的东西，可能是为在另一环境的其他原因而延伸适应；一些在早期演化中为了其他原因发生的事物，其后可能被选上和用于登陆。其他的是一些近亲。

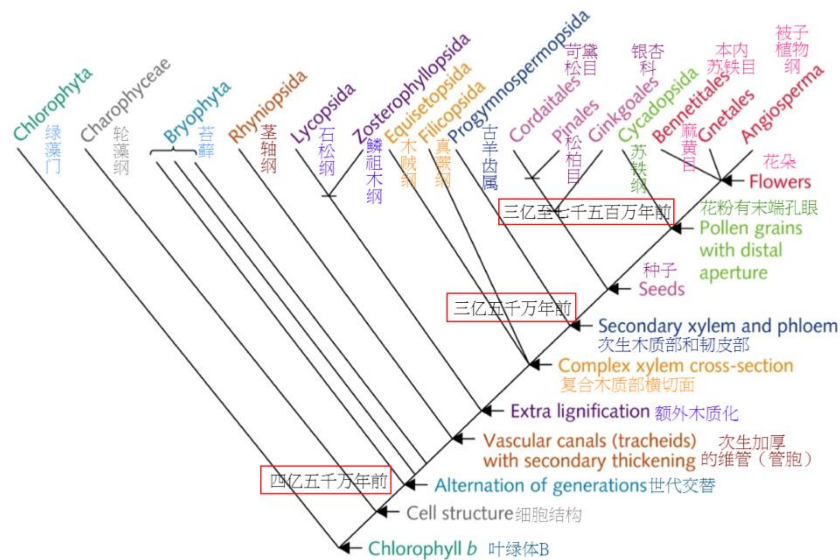
约三亿六千万年前的化石可以看到腔棘鱼，今天在马达加斯加可潜水的地方也见得到，是很好的活化石。下图是在加拿大魁北克省 Miguasha 找到的三亿八千五百万年真掌鳍鱼骨架。这是中上层鱼，可以看到后肢有许多可识别的脊椎动物肢体元素。



中间左图是真掌鳍鱼胸鳍的放大图，似乎有肱骨。下方是鱼石螈。这东西是鱼类和两栖类之间的过渡形式，大概在晚泥盆纪，是在二千万年之后。鱼石螈通常来自格陵兰岛东部，那里有化石。鱼石螈已经有了脊椎动物肢体的大部分元素。

这一切在游泳的环境中发生。这家伙在浅水中爬来爬去，但作为成体不能支撑自己；肩带和臀部腰带不够结实以支持动物成体在陆地上真的行走，但幼体能做到。

因此，也许登陆的第一阶段可能是小孩四处探索，然后回到水中，长大成为成体。父母不能进入新栖息地，因为没有强大到足以支扑它们的四肢。我认为这想法很不错。可能是一如电脑，年轻一代向年老一代展示如何天天向上。



看看植物的扩散，约在四亿五千万至七千五百万年前这段时间，已经有相当稳定的步伐逐渐取得一系列成为植物的主要元素。叶绿素 B 是相当古老，可能已经有十亿至十五亿年的历史。植物细胞结构可能在十亿年前已经有现在的水平。世代交替，单倍体／二倍体后代，已是由来已久。



真苔　石松（取自维基百科）



从苔藓发展到石松，可以看到植物开始发展输水系统：开始有根和管道，让水份把营养物质从根部输送到生长中的结构。

本质开开始发育，到了木麻黄[172]和裸子植物前体时，木质部已相当发达，包括韧皮部，复合木质部和不错的输送系统。然后，种子随着裸子植物演化而成。

裸子植物的扩散。**松柏目**包括松树和冷杉林等等。**银杏目**当然是大家熟悉的银杏树，这分支只有这一种植物。种子是在那时期发明的。

继续向前行，来到有末端孔的花粉，然后有了开花植物。被子植物的底层有一些美妙和怪异的植物，时间只容许我提到买麻藤科的百岁兰。

---

[172]木麻黄 (Casuarinas equisetifolia)俗称「牛尾松」，不是松树，是母橡树的一种。（图片取自维基百科）

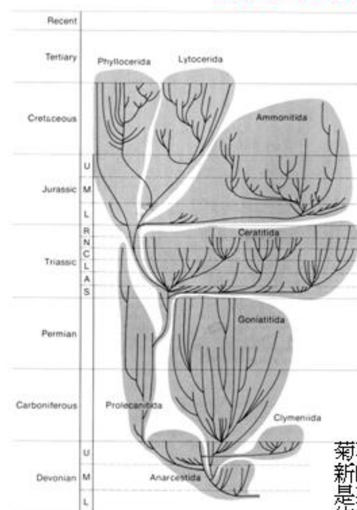


百岁兰[173]是只有两块叶片的根生植物，叶片可以长到一百或二百英尺长，生活在纳米比亚的沙丘。由于沙粒漂移，沙丘越长越大，百岁兰可以继续成长，保持叶片长在沙丘之上。一些百岁兰实际有一百或二百英尺高，但生长在地下，只有这些大树叶露出沙丘顶部。植物的扩散有许多奇妙的东西。

重提两个基本要点。一些登上陆地的装备是先在水中为了其他的原因而开发，然后在登陆时被征用，脊椎动物的肢体可能是这样的一回事。植物在登陆后发展出多样性的大部份，在四亿五千万至七千五百万年前，持续添加诸如维管柱和传输系统等等。

化石的信息

菊石：重复的灭绝和扩散
这世界是否只能容纳这样多的菊石？





菊石亚纲的谱系树，显示在二迭纪大灭绝之后，新的菊石科在三迭纪最早期涌现。谱系树每条线是某一菊石科。S是三迭纪的斯基甫阶Scythian，约在2.419-2.417亿年前。

看看生命史的大格局，看看化石有什么信息。这是经典信息。菊石有许多不同的「科」。可以想象上图的灰色叶形部份大概是「目」的层次。

大家熟悉哺乳动物，有蹄哺乳动物就是其中一「目」。鸟类的其中一「目」是信天翁和它的近亲。「目」是相当大的群体，包含很多物种。每个「目」分为很多「科」。

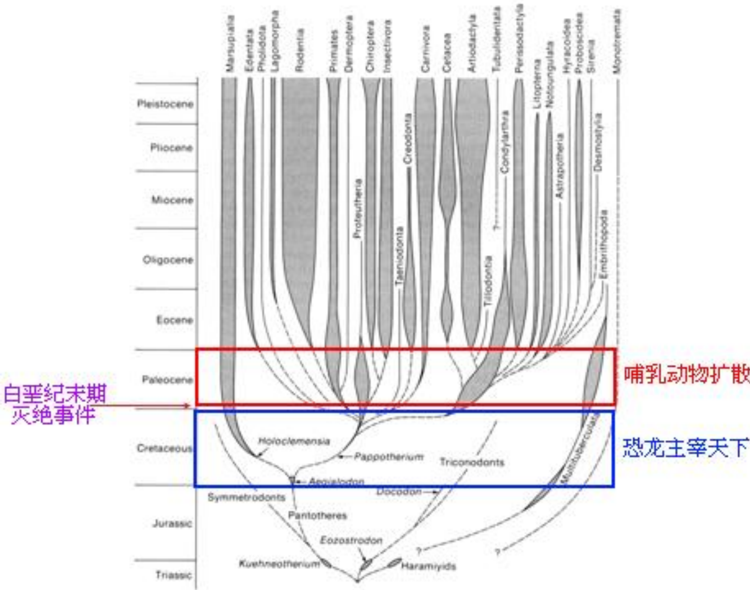
看看有什么事情发生。泥盆纪末期有大规模灭绝，许多谱系被切断，只有两系传承活下来。这一系有扩散，形成一大堆不同菊石物种和科。在二迭纪末期，它们全都消失。

[173] 百岁兰（取自維基百科）

另一系再次活下来，有两个谱系，也许三个，经历了二迭纪大灭绝。其中一个谱系在三迭纪灭绝，另一个有扩散。三迭纪末期有大灭绝事件。几乎所有菊石再次消失。有一两谱系活下来，进入侏罗纪，但在白垩纪末期这两个分支都已灭绝。

眼前所见的是这持续灭绝–＞再次扩散–＞灭绝–＞再次扩散，难怪会质问：「难道这世界是否只能容纳这样多的菊石？是否曾经满额，然后一扫而空，创造空间让其他菊石再次扩散？」这模式是符合这种解释。「一致性」是非常薄弱的逻辑标准，但引人入胜。因此放下不表。

哺乳动物扩散



哺乳动物主要分类群的策略性发生，显示几乎所有单胎盘哺乳动物「目」（从贫齿目至重脚目）

在古新世和始新世早期齐齐露面。左边的时间轴线不依比例。（取自 Gingerich, 1977）

「一致性」的评论也适用于哺乳动物扩散。首先留意到哺乳动物早在三迭纪开始扩散。如果回到三迭纪，可能不会命名为哺乳动物，它们是从其他祖先分离出来，像单孔目生物是源自这个时期，大概二亿年前。

在那时代，恐龙是地球上有很大优势的生物，也是最多样化的四足动物；哺乳动物继续扩散。以前还有多瘤齿兽类和三锥齿兽类等等，体积较小，快活地活着。然后白垩纪末期有大灭绝事件。陆上一切大于五公斤的生物全被消灭，之后哺乳动物扩散。

恐龙灭绝是哺乳动物扩散的必要先决条件，这想法与前述一致，看起来像是重复菊石的模式：清理地球腾出空间让它们可以再次演化。这实在是四足动物重复菊石事件。但正如我所说，「一致性」是非常薄弱的逻辑标准；问题是我们在研究地球，而我们没有复本。

若是能复制这实验一百遍，每一次看到恐龙灭绝，然后哺乳动物扩散，这多好啊。但样本只有一个。这是非常有趣的模式，很可能是真的，听起来有道理，但不能用实验证明。

有那些组群仍在扩散？看看地球四周，看到什么？甲虫仍在势如破竹。其实我们不知道有多少甲虫。已命名的甲虫，我想已经有三十五万种。甲虫物种可能有五百万。

J.B.S. Haldane 是无神论的共产党员，与坎特伯雷大主教的妻子共进晚餐，她问他：「Haldane 先生，从你的生物研究对创世者的本质有什么结论？」他转身对她说：「夫人，创世者过分喜爱甲虫。」有很多甲虫，它们还在扩散。

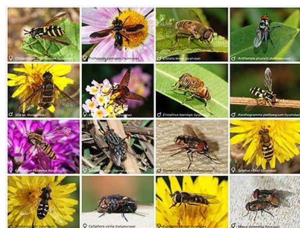
双翅目包括苍蝇和蚊子，是年轻的群体，仍在生产新物种。哺乳动物中，蝙蝠可能是生物多样性最令人印象深刻的生产者；啮齿动物也是，它们在南美洲繁殖。

如果你作为哺乳动物学家，想研究最近的演化和仍然在形成物种的生物，南美洲肯定是观察蝙蝠和啮齿动物的好地方。

开花植物中，兰花和草本植物这些头状植物[174]的生物多样性实在令人印象深刻。大约有一万二千种兰花。确实数字已经忘记。草本植物有一万五千种。头状植物现在称为菊科。

仍在扩散的组群


鞘翅目 Coleoptera（甲虫）


双翅目（Diptera）（蝇、蚊）


翼手目 Chiroptera（蝙蝠）

 
啮齿目 Rodentia（鼠，松鼠）

[174]注：头状植物：花序形成头状，一簇或稠密一丛生长。

 菊科 Compositae（向日葵，紫菀）

 兰科 Orchidaceae（兰花）

 禾本科（草）Graminaceae

（图片全取自维基百科）

谱系学家很忙碌，沉醉于他们的游戏，为东西命名。这些分支现正在填补世界的生命。

灭绝



有什么东西被消灭了？在伯吉斯页岩 Burgess Shale 所有那些异国情调的东西一去不返已经亿万年。三叶虫，菊石，恐龙都不见了。奇妙的舌羊齿目[175]是侏罗纪的舌蕨类，看起来像舌头。

有一个好故事。约一千万年前，当南美洲经巴拿马地峡连接北美洲，一帮北美流氓移居南方，穿越巴拿马地峡，把南美洲的东西全吃得光光。

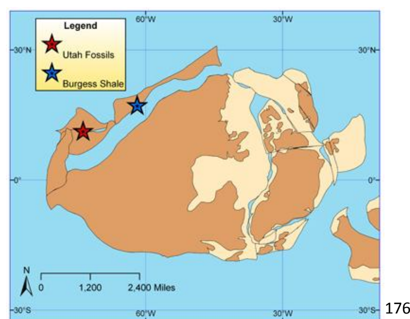
这帮流氓是美洲狮和狼这样的家伙，吃光了南美洲的有蹄类哺乳动物。有一些生物从南美洲来到北部；负鼠和犰狳纷纷北上，但主要的是生物向南迁移。南美洲在中新世和上新世的化石动物群，已经永远消失。

在过去一万年，世上的鸟类有 25 至 35%已经灭绝，大部分是在太平洋岛屿。非洲以外的更新世巨型动物，大部分已消失。想看看更新世的情景，去非洲的国家公园，一万年前的北美洲看起来就像是这样；当时有 300，400 磅重的海狸，比非洲狮子壮大的北美狮子，当然还有猛犸象和披毛犀牛等等。很多这些东西已经消失了。

175 Glossopterids. http://www.adonline.id.au/plantevol/images/glossopteris_late_permian.jpg

另一方面，我们可能永远不会深夜梦中惊醒，一身冷汗，担心恐龙灭绝，不能再见到它们。一些鸟类学家了解世上濒临灭绝鸟类的近史，可能偶尔在凌晨醒来，一身冷汗，担心它们都不见了。

很多这些东西已经是皮博迪博物馆抽屉的古老，尘封的化石。我们以上谈论的是世上已消失的世界和完整社区，因挥霍而消失，耀眼的扩张；这些都曾经创造了充满着地球的生命，然后生命消失。99%已经消失，我们只看到余下的极小部分。这实际上是生命的事实，无需情绪反应，只要留意到有这样的事情发生。



[176]



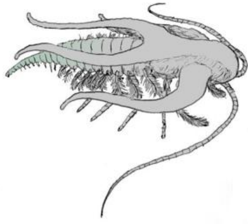
回到一个已消失的社群：伯吉斯页岩 Burgess Shale。页岩大概有五亿五百万年的历史，寒武纪晚期。页岩在北美大陆西部边缘，东部是是魁北克，北部加拿大。当时这是在赤道以南，还没有连接到南美洲或亚洲。今天的伯吉斯页岩，海拔约两公里，大概 8000 英尺。地质学家拿着伯吉斯页岩化石，看起来像是三叶虫。

五亿五百万年前，在大陆西部的悬崖峭壁边缘有浅水区社群，悬崖上的沉积物偶尔掉下来，埋葬了这些生物；页岩就是这样的结构：滑坡掩埋了很多东西。



[176] http://www.kumip.ku.edu/cambrianlife/Source%20Files/Cambrian-Utah-Map.jpg

就是这些东西被埋葬了：曳鳃蠕虫、欧巴宾海蝎、看起来像巨大食肉动物的奇虾；要记住当时在海洋中最大的生物是在后面巡戈这家伙，只有这么大。



在页岩找得到的动物，最丰富的是是 Marella splendens，一种原始节肢动物，有多于一万五千个不同品种。原始节肢动物，可能是三大海洋节肢动物群任何一个的祖先：甲壳，螯肢和三叶虫。还记得同源异型框基因吗？甲状虫如何变成苍蝇？这是中间步骤。先要有蠕虫，开始指定前端节肢形成头部。

然后有了头化现象 cephalization。可以看到大多数环节有鳃和腿，但后端部份没有；它开发了坚硬的外骨骼。这是成为节肢动物的步骤。我们确实不知道这东西是否甲壳或螯肢动物或三叶虫的祖先。这刚好是蠕虫与节肢动物之间的中间形式，真是奇异。



属：欧巴宾海蝎（不分类归属任何组群）

这奇异生物有五只眼睛，灵活的长鼻连接抓握性刺状物。1972 年在科学会议首次发表这生物的重组图形时，大家都以为是笑话。这看来怪异的重组图后来得到证实。这生物一直是伯吉斯页岩动物群的不解之谜。有认为它是生活在海床的松软沉积物，也假设它利用旁瓣游泳来捕猎。长鼻可以插入海床捕捉小虫。身体长度可长达三英吋，外加那一英吋的长鼻。

欧巴宾海蝎的外形类似虾这些甲壳类动物，但没有重要，可识别的细节，至今依然没有分类归属任何已灭绝或活在世上的组群。

人们无法揣摩出欧巴宾海蝎是那一类的生物。Derek Briggs 立志研究欧巴宾海蝎，知道很多。它似乎与甲壳动物有关连，但同样可以看出它看起来像是蠕虫和其他生物之间的过渡形式。这可能是节肢动物之前的某种过渡形式。

演化停滞

以下讨论演化停滞和 Cope 法则，我只想稍为评论这对已完全消失的整个社区有什么意义。这其实是对当前世界的相对新近的观点。康涅狄格河谷曾经可能是大西洋的前身，或是大陆上的河谷。当大西洋打开时，康涅狄格河是裂谷，当时有一系列的裂谷湖泊横跨北美洲东部，从宾夕法尼亚州延伸到大约佛蒙特州。这些裂谷开开合合了几次。

这些湖泊每打开一次，湖中的鱼类又再经历了一次大型的适应性扩张，好像菊石一样；然后湖泊封闭，全部鱼类死掉；然后再打开，鱼类又一次扩散；封闭起来，一次又一次发生。二亿年前，这些事件在美国东部时空一次又一次发生。

我们目前身处人为大灭绝的危机，但地球之前已经历过了。地质过程导致许多整个社群灭绝，从地球的表面上一笔勾销，但生命一次又一次又一次重新生成。这是我希望你从化石记录得到的信息。

演化停滞 stasis 是怎么一回事？今天在科摩罗群岛捕获的腔棘鱼，看起来和三亿六千万年化石记录的腔棘鱼几乎完全一样，这是怎么一回事？今天在澳大利亚收集的甲状虫，和五亿五百万年前伯吉斯页岩看到的几乎无法区分，又是怎么一回事？为什么会出现演化停滞？

我提到这一点，因为如果你要写下一份化石提出的智力大问题清单，这肯定会在每个人的清单。还有其他的，但这是突出的一个。这是全球科学界值得关注的问题，主要由 Steve Gould 提出的。这是他穷一生之力带来要牢记的信息。

演化停滞基本上描述长时期没有形态变化，对天择没有什么明显的反应，似乎没有演化。这令人费解，因为我们知道每一核苷酸序列都在经历突变。



没有办法可以停止这些生物产生遗传多样性。三亿五千万年来，腔棘鱼没有改变，但在此期间可能它们基因组的每一个核苷酸已经突变。是有改变的机会，但它们并没有改变。

在这方面的例子包括石松，藓类、肺鱼，腔棘鱼，鳃曳动物和帚虫动物。伯吉斯页岩有寒武纪的鳃曳动物，离新西兰不远的岛屿上依然有喙头蜥[177]和有甲状虫；还有其他例子。



栉蚕是一种甲状虫，是环节动物和节肢动物之间的中间形态。演化停滞有两个可能的解释。可能还有其他的，我希望你的工具包至少有这普及的两个。

演化停滞的一个解释是选择论：我们谈论的大多数生物，其幼虫或种子有办方找到成体会活得很好的环境。因此在生命早期已选择环境，这实际上是选择成体面对的天择压力。我们看到成体，看不到幼体。

幼体基本上亿万年来已经在地球四周徘徊，寻找成体长大的环境；我们知道海洋幼虫非常擅长这一点。腔棘鱼是深海动物，住在约六百至一千英尺的深水区。这是相当稳定的环境。要看到这如何在石松发挥，有点难度。无论如何，这是一种解释的方案。

这是替代性假设。生物保持不变的理由，是年轻生命的历史阶段找到成体天择的环境，而成体天择稳定下来。被选的是中间值。生物没有改变。

---

[177] 喙頭蜥（取自維基百科）

另一方面，截然不同的假说是内在论：基本上是「折衷取舍」创造了稳定的选择；与其以生态形式来解释为何会有长期稳定的选择，这是以内部的生理或发育理由解释为何选择已趋于稳定。

内在论还有另一部分，另一种选择：那就是在早期演化和早期发育，关键性状已固定；关键的东西已建立。眼睛的发育取决于两个组织层的关系，此后永远是神经和血管在视网膜的前面。

如果这些东西在演化和早期发育已设置，这意味着事物已经嵌入发育过程，要改变就会破坏正常发育。

所有这些说法都有正反论点。有些早期发育性状经历了许多演化而没有破坏成体形式。试图了解如何做到这一切的机制，还有一些实际问题，而我们没有答案。我只是提出这问题的一些想法。

另一个要牢记的信息是 **Cope 法则**。这也是有两项答案。我们看到较大的生物，原因之一是中性演化。适应性的扩散创造了小生物和大生物。但上端比下端有更多的空间；因此即使是随意的，我们看到较大的生物积累越多，只是因为还远远未达到上限。

体积大小的下限永远是近在咫尺：一个细胞不可能小于一个细胞。而上限似乎是红木树，蓝鲸；至少在一开始时这还是很遥远。红木树高达一百米，蓝鲸长约三十米。所以这是一种可能性。

生物变大，另一原因是共同演化。共同演化塑造了猎物逃避的能力，也塑造天敌杀死猎物的能力。猎物长得较大，可以避免被天敌吃掉；天敌要捕食，可以长得比猎物更大。这是适应性生命史假说，认为 Cope 法则是捕食者与猎物之间共同演化军备竞赛的结果。

我们还没有真正拥有强大的方法来解开这两效果。看看两者的逻辑不是相互排斥的，可以是同时发生。

化石记录告诉我们什么？它向我们展示了很多我们在较短时间尺度看不到的东西。比诸遥远的过去，我们看到更多近代的细节。看来似乎大灭绝可能为生存群体的扩散开放生态空间。可能要有灭绝才会有大扩散。

大多数生物从小开始，后来变大。很多生物已经从地球上消失，没有幸存的后代。化石记录带来要记住的信息，实际上也是可以由实验解释的一个谜，要交给演化发育生物学家和谱系学家。这个谜就是为何演化有停滞？这是常见的，但我们没有答案。

地质年代

宙（元） Eon	代 Era	纪 Period	世 Age	时间	大事记
显生宙 Phanerozoic	新生代 Caenozoic	新近纪（第四纪） Quaternary	全新世 Holocene	11700 年至今	人类繁荣
			更新世（洪积世） Pleistocene	180 万年前至 1 万年前	冰河时期，大量大型哺乳动物灭绝，人类演化到现代状态
			上新世 Pliocene	530 万年前至 180 万年前	人类的人猿祖先出现
			中新世 Miocene	2300 万年前至 533 万年前	
		古近纪（第三纪） Tertiary	渐新世 Oligocene	3400 万年前至 2300 万年前	大部份哺乳动物目崛起
			始新世 Eocene	5580 万年前至 3660 万年前	
			古新世 Paleocene	6580 万年前至 5580 万年前	
	中生代 Mesozoic	白垩纪 Cretaceous		1 亿 4550 万年至 6550 万年前	白垩纪-第三纪灭绝事件，恐龙的繁荣和灭绝，地球上 45%生物灭绝，有胎盘的哺乳动物出现
		侏罗纪 Jurassic		1 亿 4550 万年前至 1 亿 9960 万年前	有袋类哺乳动物出现，鸟类出现，裸子植物繁荣，被子植物出现
		三迭纪 Triassic		2.5 亿至 2 亿年前	恐龙出现，卵生哺乳动物出现
	古生代 Paleozoic	二迭纪 Permian		3 亿至 2.5 亿年前	二迭纪灭绝事件，地球上 95%生物灭绝，盘古大陆形成
		石炭纪 Carboniferous		3.55 亿年前至 2.9 亿年前	昆虫繁荣，爬行动物出现，煤炭森林，裸子植物出现
		泥盆纪 Devonian		4.05 亿年前至 3.65 亿年前	鱼类繁荣，两栖动物出现，昆虫出现，种子植物出现，石松和木贼出现
		志留纪 Silurian		4.35 亿年前至 4.05 亿年前	陆生的裸蕨植物出现
		奥陶纪 Ordovician		5.1 亿年前至 4.35 亿年前	鱼类出现；海生藻类繁盛
		寒武纪 Cambrian		5.42 亿年前至 4.88 亿年前	寒武纪生命大爆炸；开始有化石记录
元古宙 Proterozoic	新元古代 Neoproterozoic	埃迪卡拉纪（震旦纪）Ediacaran(Sinian)		6.2 亿年前至 5.4 亿年前	多细胞生物出现
		成冰纪 Cryogenian		8.5 亿年前至 6.2 亿年前	全球冰封
		拉伸纪 Tonian		10 亿年前至 8.5 亿年前	罗迪尼亚 Rodinia 超大陆形成
	中元古代 Mesoproterozoic	狭带纪 Stenian		12 亿年前至 10 亿年前	
		延展纪 Ectasian		14 亿年前至 12 亿年前	
		盖层纪 Calymmian		16 亿年前至 14 亿年前	

	古元古代 Palaeoproterozoic	固结纪 Statherian	18 亿年前至 16 亿年前	
		造山纪 Orosirian	20.5 亿年前至 18 亿年前	
		层侵纪 Rhyacian	23 亿年前至 20.5 亿年前	
		成铁纪 Siderian	25 亿年前至 23 亿年前	
太古宙 Archean	新太古代 Neoarchean		28 亿年前至 25 亿年前	第一次冰河期
	中太古代 Mesoarchean		32 亿年前至 28 亿年前	
	古太古代 Paleoarchean		36 亿年前至 38 亿年前	蓝绿藻出现
	始太古代 Eoarchean		38 亿年前至 36 亿年前	
冥古宙 Hadean	早雨海代 Early Imbrian		38.5 亿年前至 38 亿年前	地球上出现第一个生物：细菌
	酒神代 Nectarian		39.5 亿年前至 38.5 亿年前	古细菌出现
	原生代 Basin Groups		41.5 亿年前至 39.5 亿年前	地球上出现海洋
	隐生代 Cryptic		45.7 亿年前至 41.5 亿年前	地球出现

（原图出自维基百科，译者补上英词，稍微修改起始时间和大事记。）

第二十讲：共同演化



细读科学文献，每星期都有共同演化的奇妙个案，带着一些美丽的生物学。先看这张美妙相片。这是生活在南非的长鼻苍蝇，传播花粉。可以看到苍蝇已经发育了很长的长鼻，而花朵已经发育了很长的蜜腺[178]。



1892 年，达尔文的兰花研究著作指出马达加斯加岛的大慧星兰 *Angraecum sesquipedale* 蜜腺长约一英呎，只有最低的一英寸半充满花蜜。根据这结构，达尔文「预测」有一种未被发现的蛾帮助这种兰花授粉，其口器能够伸扩展到同样的长度。1903 年，终于发现了长喙天蛾 *Xanthopan Morgani Praedicta*，卷状口器长约一英呎；学名中 *praedicta* 的意思就是「预测」，以纪念达尔文先见之明[179]。这是**趋同演化** convergent evolution。

有书本提出简单的替代假说：这不是花和蛾共同演化。兰花中有一种蜘蛛，吃掉飞进来的蛾，所以蛾演化发育出长长的口器，方便它只是用口器接触花朵。这是另一种假说，马达加斯加的兰花实际上有一些这样的证据。

南非苍蝇与不是兰花的花朵互动的个案，有数据说明事实上共同演化的说法也是成立的。看来就是这么回事：蜜腺越长，越有可能授粉；口器越长，有更大的能量奖励—两个宝贝彼此回馈。

这表明实际上达尔文的本意可能是正确。我也要指出，即使马达加斯加兰花有蜘蛛，并不真正意味着达尔文提出他的故事是错的，只是意味着还有别的事情发生。

课程第一部分谈论微演化，第二部分谈论宏演化。这一课和下一课结合两者，谈论共同演化和演化医学两个领域，微演化和宏演化在这些领域互动，产生一些对事物的解释。

想一想，也许会看到在几乎任何合理的复杂或大型生物模式，微演化和宏演化都参与一手。有些事物变化缓慢，有些事物变化快速。

---

[178] http://www.animalsandearth.com/entry-point/widget/get-small-photo-file.php?key=fgfEp39MVrx3AjEieprqfk41EsbEEr

[179] 这一段资料和图片取自 http://www.cryptomundo.com/cryptozoo-news/darwins-xanthopa/

共同演化 coevolution 在遗传学的严谨定义是这样的。物种的一个基因有了变化，刺激其他物种的一个基因也起了变化，而这倒过来又刺激第一物种另外的变化；基因之间的互动一直延续。

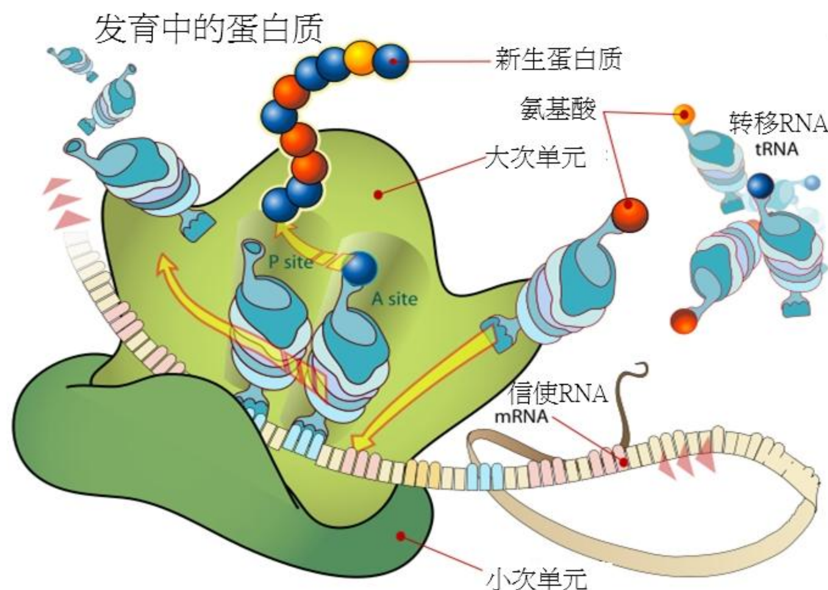
这是共同演化的严格遗传学定义。如果能够证明，大家都会同意。但很难证明。原因是我们通常不知道涉及什么基因。我们可以看到表现型，但很难推断是什么基因。有些案例是关于栖息在小麦的铁锈真菌；其中之一是黑粉菌。所以，这类共同演化有据可查的案例有农作物的病原体。

另一类演化是**谱系系统** phylogenetic。紧密相关互动的生物：病原体，寄生虫，授粉生物以及彼等的宿主；其系统发育树形图有相同形状，这些树形图重叠时形状吻合。

看看病原体和宿主两者的系统发育树形图是否配合，顶端是否相互接触。如重叠图形没有交加，两个树形图就是有同样的架构；每次宿主通过演化形成物种，病原体也通过演化形成物种。如两个树形图的线路交加，这意味着病原体已经从一个宿主跳到另一个宿主。所以这方法给出共同演化的另一个定义，另一个推断的工具。

共同适应

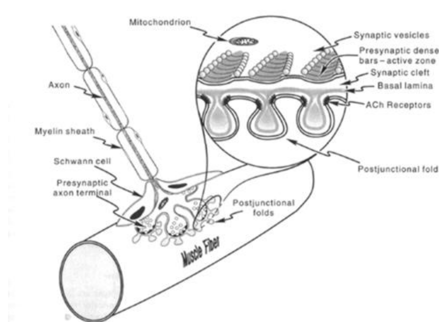
在讨论共同演化之前，先谈谈**共同适应** co-adaptation，因为共同适应实际包含对共同演化颇为重要的信息。就在生命开始之时，第一批复制生物需要共同适应，以产生运转良好的超循环；复制生物不得不互相共同适应。在细胞层次，检视细胞中的关键分子，所有这些互动已经互相适应。



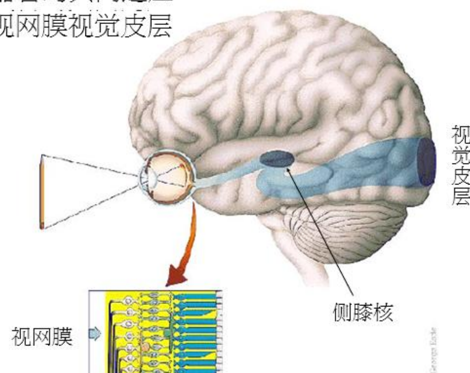
举例来说，上图绿色部份是**核糖体** ribosome，进入的 mRNA 看来像彩带，tRNA 在顶端拉出氨基酸，进入核糖体的反应中心。氨基酸于是紧密并列，酶可以运作把氨基酸连接，然后从传入的 tRNA 把氨基酸剪下来；tRNA 然后走出去，回到细胞再重复工作；蛋白质就是在这里发育。

这是核糖体结构的粗略草图，实际上更为复杂，核糖体中央有雕刻精美的反应中心。这带出一个信息：每一个重要的生化步骤与细胞内的形态结构紧密共同适应，这样在整个细胞内，形态才能够匹配功能。

这情况的原因是这些事物处理的反应每秒发生几千次，积累下来对生物体的寿命有很大影响。若然一生中有五百亿次这样的反应，其中只有 1%的千份一有变化，积累五百亿次，最后必然有可观的结果。在这层次发生的事物，是被高频率的互动所驱动。一般而言，事物互动的频率是共同演化的关键要素。



在细胞的略高层次，共同适应也在进行。神经纤维轴突有不同长度，因此来自大脑的信号是同时传到需要协调的物件。电鳗的肌肉已变成蓄电池，连接脑部的轴突长度已修改，在同一时间击中蓄电池的不同细胞，刺激在在同一时间发出电荷。四、五英尺长的电鳗可以杀死一匹马，可见储存电力的威力。能够有这样的效果，是因电鳗在同一时间放电。如果是慢慢渗出，不可能杀死一匹马，或是杀死在南美洲浅水河中探险的博物学家。



人类大脑大概相同。视网膜和投射到大脑后面的视觉皮层有非常紧密的共同适应。这些连系是由演化而来，准确在大脑重新创造了外部世界。人体每一器官都是或这或那的共同适应。生物整合依靠各组件的共同适应。

这不是人们想到共同演化时物种之间基因与基因的相互作用，而是基因与基因相互作用以决定这些器官系统。这里有基因改变，那边有另一个基因改变。这进程发生在单一基因组，不是两个不同的基因组。

这不是生物学家通常所指的共同演化。这通常指不同物种的基因组相互调整。我认为这是随意的，因为我们现在设想的生物，是生命演化过程中集结的嵌套层次，就像俄罗斯娃娃的一个盖住一个。我们现在看到的综合生物，曾是独立发展的多个系统；我们现在看到作为共同适应那一点，严格来说实际上是共同演化。

共同演化的第一例：细胞间共生


[180]

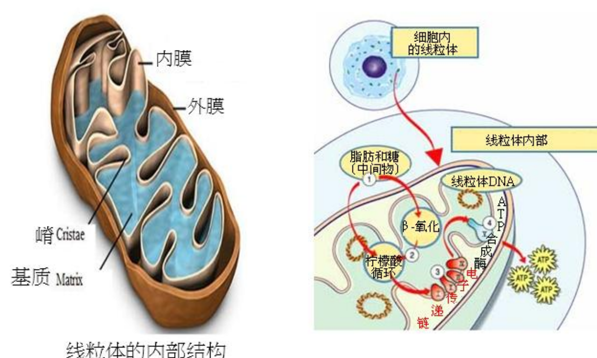
谈一些**细胞间共生** intercellular symbioses。我选细胞间共生作为真正共同演化的第一例，因为这些东西是非常亲密的共同演化相互作用。当然可以从线粒体和叶绿素中看到。

建造珊瑚礁的藻类，其共生情况包含很多美丽的生物学和一些有趣谜题。在所有这些例子，互动的部份是真正有密切相关。细胞间新陈代谢有许多演化。

我认为这些紧密共生，是生物诞生过程中的真正重大转变。重大转变的问题之一：究竟基因传输模式是否有改变。在这些例子，独立的基因组越来越一致；在线粒体或叶绿素这些极端情况，实际上是以相同的传输模式作为宿主的母系细胞核基因组。以前独立的事物被组合起来。

至少已部分解决冲突，虽然还有这些冲突的痕迹，我之前提到线粒体癌症，线粒体偶尔也会失控。还有酵母的微小突变这些事情，这是线粒体的问题，然后这个或多或少已整合的新单位有了功能。

不同单位各有不同的这种功能，天择开始在新单位发挥作用，在真核生物形成时，线粒体进来了，就有一个新单位，然后取决于线粒体如何适应核基因组，就会和其他这样的单位彼此发挥功能；这就是共同演化的过程。



线粒体有各种沟通与协调在进行。以前独立的紫色硫细菌，细胞膜现在有了内在薄膜，薄膜表面有各种生化机械。

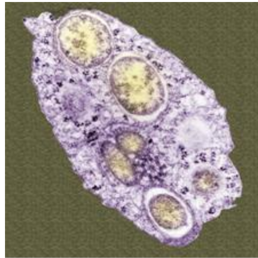
柠檬酸循环在发生，电子沿着电子传递链走下去，制成三磷酸腺苷(ATP)，在过程中让少数质子泄出到细胞质，造成氧化损伤。如果担心吃蓝莓和喝石榴汁，这是因为线粒体泄出质子以及制造了细胞质的过氧化氢，而过氧化氢是高度氧化，可以损害细胞；有很多修理机械处理这问题。

把能量输送到细胞和把信息和基板输入线粒体，这过程紧密协调；线粒体膜经大量修改，成为个货物运输的适当滤网，可进可出。这是共同演化的大规模修改。

---

[180] 美術圖片 http://www.aloriaweaver.com/wp-content/uploads/2010/04/symbiosis-art-vigil.jpg

例子：Wolbachia



Wolbachia 是很酷的丝虫内生菌，是细胞质的寄生虫，生活在节肢动物的细胞质；所以常见于昆虫和甲壳类动物，亦偶见于线虫，也似乎能够进入大树干，被称为蜕皮动物 ecdysozoa。

站在 Wolbachia 的利益来看，要延续到下一代，必须是雌性；因为一如其他胞质细胞器，Wolbachia 传播只有通过卵子，不是通过精子。这造成 Wolbachia 要面对一些问题。如最终成为雄性，全都死光。所以发展出一些有趣的方法，在一些物种可以诱发单性生殖，方法是把雌性变成无性，让她只生育雌性下一代。



Wolbachia 进入宿主的卵子，可以把雄性球潮虫宿主变为雌性。球潮虫 pill bug 的学术名字是 Armadillidium vulgare，是等足动物及甲壳类动物，匿藏在潮湿的的落叶和土壤。Wolbachia 进入球潮虫，有办法干扰雄性成虫的性别决定过程和发育，因此任何有 Wolbachia 入侵的成虫成长后必然是雌性。

这些雌性有极大的生殖优势，开始在整个种群蔓延，她们无需承担双重性别的成本，只生育女儿，继而蔓延接管整个种群。因为种群没有雄性，但仍然是有性生育的物种；球潮虫在当地灭绝：被自私的细胞质寄生虫赶尽杀绝。

有一些球潮虫种群的反应，不是全部，是相当聪明：削掉决定性别那部份的细菌染色体，把它纳入细胞核和拼接到本身的一个染色体，因此自私的决定性别因素有了垂直传播，无需理会造成这问题的其他细菌基因组。

这些聪明球潮虫的唯一关键任务，是拿走决定性别的那部分，拼接到本身的核基因组，这过程我们并不真正了解。我们可以观察到在一些种群中，情况至今依然。

这意味着冲突已被删除，至少是决定性别的因素已被删除，因为这是在细胞核之内，通过雌雄两性垂直传播。因此，冲突消失，一段时间后重新建立 50:50 的性别比例，因为有了一个新的性染色体。

一段时间内有三个性染色体，而不是两个，所以性别比例有一点混乱。然后稳定下来，回到 50:50 的性别比率。然后受到 Wolbachia 感染，又重新开始。在某些情况下，把球潮虫的基因组排序，可以找到四，五个性别决定的基因片断已变成化石。这是有趣的共同演化过程。

Wolbachia 通过细胞质不亲和令果蝇生殖隔离，即是只能与感染 Wolbachia 的果蝇交配，才可以

繁殖下一代。所以 Wolbachia 是生化天才，也是发育天才，学会了如何操纵宿主的性比例和交配成功率。底线：它们没有被「驯化」。

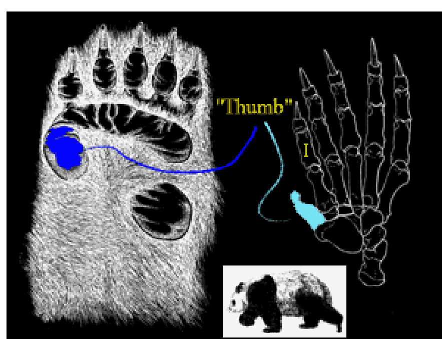
共同演化

回头看看线粒体开始进入真核谱系，颇为有趣。这是否在十五亿年前发生？可能是。要花一些时间来解决冲突，线粒体才真正融入到真核谱系。

谈到基因组相互作用的整体过程，我提到互动的频率很重要。除非彼此互动非常频繁，否则两种不同物种不会有紧密的共同适应。如彼此只是偶尔互动，那么在相互作用之外有很多具成本效益的事情在进行，把互动特征调整至其他方向。因此，必然要有非常稳定和持续的进程才导致紧密的共同适应。所以，频率是重要的

当然，互动必然影响繁殖成功。此外还有相对演化潜力的问题：那一方有更大的种群规模，较短的世代时间，更多遗传变异？这些事情肯定有助决定结果。稍后我会提到红色女王的问题。

因此，有一些生态互动是有利于共同演化和专业化。寄生虫与宿主的相互作用（尤其是在通常情况下整个生命周期都是在一个宿主体内完成），植物与食草动物、食肉动物与猎物的相互作用；后两者是相当狭窄范围的物种成为食草或食肉动物的口粮。



大熊猫的伪拇指[181]


艾草榛鸡[182]

大熊猫只是吃竹子，因此大熊猫演化出第六个附属肢体：伪拇指，帮助处理竹笋。艾草榛鸡是食草动物，只吃艾草；而艾草内有很多可怕的生化成份。要是一个星期只进食艾草，会病得淹淹一息。但艾草榛鸡吃得好，活得好；可能是细胞色素 P450 这种酶改变了致病植物的性能。



南非鬣狗[183]专门食用蚂蚁和白蚁，是唯一的食物。婴儿土狼吃母乳长大。我的朋友 Tim Clutton-Brock 目睹了土狼断奶过程：母亲试图说服孩子不吃母乳，转吃蚂蚁。宝宝不开心，蚂蚁不好吃，可怜的孩

[181] http://www.athro.com/evo/thumb.gif
[182] http://www.voiceforthewild.org/images/sage_grouse_protection_clip_image002.jpg
[183] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/0/0b/Proteles_cristatus1.jpg/300px-Proteles_cristatus1.jpg

子没有意识到，以后一生都只是吃蚂蚁。这是真正的专业化。

互利共生

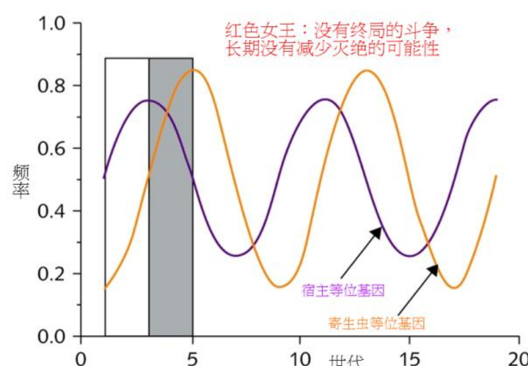
另一个有利于专业化的互动是**互利共生** mutualism：带来好处的互动，对双方的繁殖成功都有良性影响。在全部或大部份的生命周期，这些生物亲密接触。互利共生是有趣的自然历史，也传达双赢局面的信息，演化不总是竞争。双方都从演化得到好处，也因为如此互动得更好，最终构成互惠的关系。

相对演化潜力基本上取决于首先是世代时间，第二是性别模式。有性生育伙伴的演化快于无性，因此有更多遗传变异，互动特点演化得更快。在一定程度上可以预测共同演化过程将如何发生。

红色女王

现在讨论**红色女王** Red Queen。典故来自 Lewis Carroll 的《爱丽丝镜中奇遇 *Through the Looking Glass*》。这概念是说没有终局的斗争，结果是长期而言没有减少灭绝的可能性。

以下是红色女王过程的例子，实际上还有不少。这是宿主与寄生虫的互动。宿主与寄生虫都有大致相同的世代时间。



互动的等位基因决定寄生虫如何对待宿主，以及宿主如何抵制寄生虫。事情是这样的：当某宿主等位基因上升至高频率，橙色的寄生虫等位基因可以猛烈攻击，宿主进入易受寄生虫攻击的状态，因此寄生虫等位基因的频率增加。

但是，因为寄生虫等位基因杀死许多宿主，宿机等位基因的频率下降。频率下降，宿主较为不容易受到攻击，寄生虫等位基因的频率因而下降。这两种情况有时间滞后。只看看两三代。白色长方形的宿主没有问题，灰色长方形的宿主有问题，因为专业寄生虫的频率已超过 50%。



Leigh Van Valen[184]是芝加哥大学的古生物学家，他在 1973 年提出红色女王假设。他声称不只是宿主和寄生虫，其实地球上所有生命实际上陷入共同演化的网络互动。他的证据是长期灭绝速率是稳定的。看看显生宙，看看过去五亿五千万年，某一物种在一段时期内灭绝的概率一直大致保持不变。

[184] Leigh Van Valen（1935 年 8 月 12 日至 2010 年 10 月 16 日）http://lifeinlegacy.com/2010/1016/VanValenLeigh.jpg

有些许证据指出也许物种寿命比以往稍长一点。笼统来说，这说法是正确的。在过去五亿年，物种存活没有好转的迹象。因此，在某种意义上，我认为他的说法可能是正确。每当地球上一个物种试图占上风，其他一些物种会追上来。



红色女王一词源出 Charles Dodgson（笔名 Lewis Carroll）的《爱丽丝镜中奇遇 *Through the Looking Glass*》。爱丽丝是棋盘上的棋子。在这心理游戏，爱丽丝要冲到棋盘另一端，

旁边的红色女王对她说：「爱丽丝，在这个游戏，你要拼命跑，但只是沿地踏步。」这是恶梦，你尽可能跑得快，但寸步离行。Leigh Van Valen 这样比喻演化：各人都在拼命跑，但只是沿地踏步；长期而言，生物的适应能力没有改善。

共同演化的一些成果

给大家介绍共同演化的一些引人注目成果。蝴蝶拟态，造礁珊瑚，切叶蚂蚁和牛瘟。各自表达不同要点，都涉及一些令人震撼的自然史。先看看拟态和模型。

顺带一提，这些都是 Peabody 博物馆的藏品。喜欢蝴蝶，可以和博物馆的无脊椎动物馆馆长聊聊，他可以让你看到成千上万的美丽蝴蝶。Charles Remington 是以前在这里的伟大蝴蝶生物学家，他是 Vladimir Nabokov 的好友。Nabokov 不仅写了《洛丽塔 *Lolita*》，也是鳞翅类昆虫学家。博物馆有一些 Nabokov 的藏品，但我不知道下图是否来自 Nabokov。



马达加斯加蝴蝶没有任何模型，这些物种的雄性和雌性看来是一样。穿越非洲，会发现不同地方有不同的难吃模型，雌性蝴蝶会变成很像这些难吃的模型。视乎身处非洲何处，这些蝴蝶已演化为这些其他形态。

这不是简单的，需要大量的基因才可以把这些转变成那些类似的东西。这些都还是同一物种，雄性的面貌依然如故；在与近邻的比赛中，要有一大堆的协调变化，才可以从这样变成那样。实际情况是这些基因被拉在一个染色体，变成倒转的超级基因复合体，不能重组，并且作为一个整体被继承。

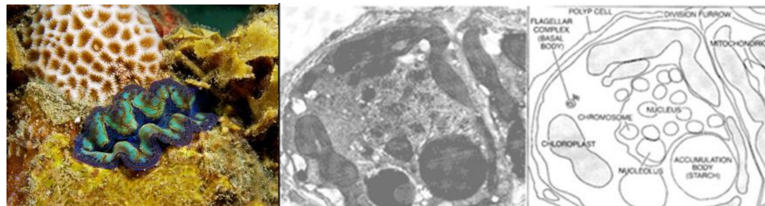


Mullerian 拟态是另一过程：不好吃的东西演化为彼此相像。为何如此？有什么优势？基本上是要尽可能让天敌学会这样的东西不好吃，从而降低无妄之灾的错误率。

这些南美洲蕉蝴蝶栖息在百香果的藤蔓。南美洲不同品种的百香果有很大的辐盖面，这些蝴蝶在不同品种的百香果产卵；有重迭的话，不同物种演化成彼此极为相似。

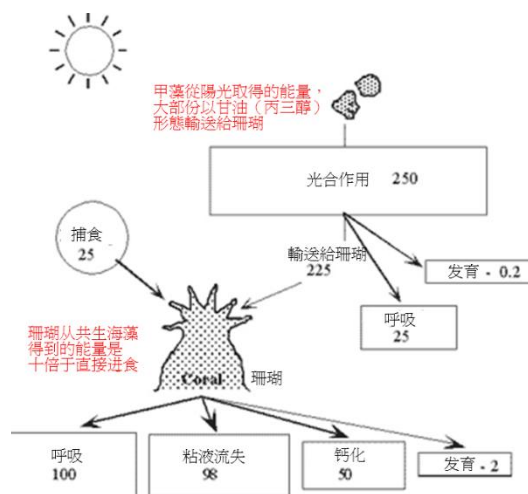
图片有 Mullerian 拟态和 Batesian 拟态。Mullerian 拟态全都不好食，难以入口；Batesian 拟态是模拟所有这些讨厌的模型。

这些都相当精确的修改。我的意思是，如果修改到这个地步，困惑的博物学家要花时间才可以确定眼前的是拟态或是模型，要真正了解它们形态的详细资料，这意味着天择已经精确调整身体每一部分，使拟态看来像是真的模型。





虫黄藻 zooxanthellae 属甲藻门，与珊瑚有紧密的共生关系。大蛤蜊的唇部也有虫黄藻。大蛤蜊和珊瑚都在养殖藻类。藻类进行光合作用，把光合产物交付宿主。黑白右图可以看到藻类的叶绿素正在生产光合产物和积累的淀粉质。它们的关系是这样的。甲藻的叶绿素有多层薄膜，这是在演化时代中有三、四次摄入事件的后果。



甲藻通过光合作用产生的能量有 250 焦耳，225 输送给珊瑚；0.2 用于发育，25 用在呼吸。这已是几乎完全驯化。数百年来，为了人类，猪农一直试图让猪只有这样高效；从珊瑚的观点来看，珊瑚已使得这些甲藻转变成为无比高效的能量转换机器。

珊瑚有触角，捕食浮游动物和其他东西，但只取得约十分之一的能量；大多数能量来自光合作用。珊瑚只把一点点能量投入发育，大部份用于骨骼钙化，小部份因为呼吸和进食时产生的粘液而流

失。珊瑚从共生海藻得到的能量，是十倍于直接进食。烦恼的问题这是造礁珊瑚水深不多于二十公尺。水深超过二十公尺，藻类没有足够光线。

这个疯狂体系有一难题：每一代的婴儿珊瑚都要自行找到藻类，藻类物种是独立存在，实际上是令人难以置信极为灵活的表现型，有自由生活的形式，有驯化的形式，两种形式都可以繁殖。

有趣的是从藻类的观点来看，自由生活的形式是「源」，而驯化形式是「汇」；很难明白珊瑚如何操控藻类。两者必然有某种耦合的循环，珊瑚的情况可以反馈到自由生活形式的藻类，否则不可能有这样紧张的适应。每一代珊瑚都要重新驯化。



说一个宏观演化，共同演化的故事。这些切叶蚁很利害，蚁穴足足有三、四英尺高。在热带雨林中，切叶蚁把蚁穴之上的树叶全部切割清除，直达树冠层。就好像森林有一口井，高度有 200 至 250 英尺，没有树叶的一口井。

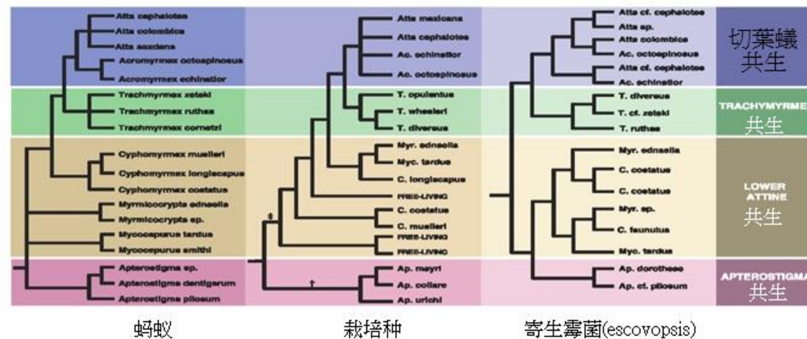
蚂蚁把切割的树叶带回地下蚁穴，咀嚼后喂饲一种真菌。切叶蚁驯养这种真菌已经有五千万年。人类只是在一万年前才想出如何驯化小麦。切叶蚁是第一代农民，珊瑚可能较早一些。

切叶蚁以复制 DNA 求培育真菌。蚁穴中的真菌无法有性繁殖，似乎自被驯化后一直是无性繁殖。这是单一作物。在人类农业中，单一作物极为易受植物疾病感染。整个大陆只有单一小麦株系，单一高粱株系，或单一甘蔗株系，不是好主意；病原体会演化进入单一种作物基因型，以流行病形式横扫一切。因此，农业有混合基因型才是好主意。

切叶蚁不是这样。另一种真菌病原体可以进入蚁穴，攻击被驯化的真菌。为了打击外来的真菌，切叶蚁培育细菌以防御入侵的真菌，并且已经演变出特殊的形态袋来携带这种细菌。

细菌的世代时间很短，因此共同演化有时间的军备竞赛。细菌演变比入侵的真菌演变得一样的快或更快。切叶蚁不但驯化了食物供应者，还发明了医疗服务系统，以保持健康，还有药店。

蚂蚁和真菌共同形成物种



看看这系统的宏演化[185]，从左至右是蚂蚁，真菌和寄生霉菌的系统发育。虽然这不是绝对准确，但相当吻合。大致来说，如树形图某一点有分支，这分支适用于三个范畴，不是完全匹配，但相当接近。这是了不起的体系。

Ulrich Mueller 是美国德州奥斯汀大学的教授，他参与研究和合着这篇文章。他来到本校并主持客席讲座。我问他：「你怎么会研究这体系？」他说：「嗯，大约二十五年前，我参加哥斯达黎加的在职培训。闲着无事，我们玩问答游戏。我的问题是关于切叶蚁。」这就是他的职业生涯。问答游戏有深刻的影响。

人类文明中最重要的发展之一就是持续农业的出现。但是，人类并不是第一个知道持续农业的——切叶蚁拥有这项技术已长达 5 亿年。正如农业使人类成为主导物种一样，它也使切叶蚁成为占主导地位的食草动物，并使其成为自然界最成功的社会性昆虫之一。

《今日微生物》（*Microbiology Today*）11 月份一期的一篇文章指出，切叶蚁有一套完善的机制来保持栖息地无害虫，这项技艺连农学家都自愧不如。

切叶蚁将新鲜的树叶放在栖息地的特定地方，以长出可供食用的蘑菇。切叶蚁会经常更换新鲜的树叶，并将不新鲜树叶转移至远离群落的一个特定的“垃圾站”。切叶蚁还有“薅草”的能力，一旦发现一个病原微生物，它们就会马上彻底搜查整个栖息地。当切叶蚁找出这些病原微生物，就会把它们丢在特定的“垃圾站”的地方。

“由于切叶蚁生活在土壤上，它们会受到各种病原微生物的威胁。事实上，许多切叶蚁群落都会有病原性真菌的过量繁殖，最终导致群落的毁灭，”美国威斯康辛大学麦迪逊分校（University of Wisconsin-Madison）的 Cameron Currie 教授指出：“研究人员已经显示了切叶蚁栖息地受病原性真菌感染的情况，蘑菇全部杀死，并使整个栖息地受到致命的破坏，正如杂草和害虫破坏

[185]借助图片温习生物的分类，从高级到低级。动物界 Animalia→节肢动物门 Arthropoda→昆虫纲 Insecta→有翅亚纲 Pterygota→膜翅目 Hymenoptera→细腰亚目 Apocrita→蚁科 Formicidae→260+属（Trachymyrmex, Lower attine 和 Apterostigma 是培养真菌的其中三个属）→16000+物种

人类的花园一样。”

研究人员观察发现，工作型切叶蚁的身体上具有蜡状物质。但是，显微镜下的观察显示这些物质并不是蜡，而是细菌！这些细菌是高 G+C 含量的革兰氏阳性细菌，能够制造人类所使用的80%以上的抗生素。这些细菌能够产生抗病原性真菌的化合物，从而阻止它们对切叶蚁栖息地的破坏。这是在人以外发现的首例以细菌产生的抗生素抵抗病原菌的现象。

“我们实验室的研究揭示了细菌和真菌间的一系列有意思的特征。这些细菌似乎能特异性抑制病原性真菌，”Currie 教授指出。

切叶蚁和蘑菇以及切叶蚁与身体上的细菌之间是互利共生的关系。相互作用的个体如果都能从相互作用中受益，那么它们就是共生关系。在切叶蚁和蘑菇的共生关系中，切叶蚁从蘑菇处获得食物，而蘑菇则可以获得持续的食物来源，以及被保护，不受环境和致病害虫的侵扰。这种共生关系是非常紧密的，以至于一旦失去这些蘑菇，切叶蚁群落将会灭亡。

那么，为切叶蚁提供杀虫剂的细菌又可以从切叶蚁那里获得什么呢？“细菌可以获得食物。种蘑菇的蚂蚁的许多物种的身体上都有隐窝，共生的细菌可以在这里生长。科学家认为切叶蚁通过与这些隐窝相连的腺体为共生细菌提供食物。同时，共生细菌还可以获得安全的生活环境，以避免土壤或其它生存环境中激烈的竞争，”Currie 教授实验室的博士后 Garret Suen 指出。

“有趣的是，切叶蚁、共生细菌及病原菌之间相互作用的结果，有时会是病原菌获胜。这种相互作用被比作细菌和真菌间的化学‘军备竞赛’，一方击败另一方的同时，新的化合物也产生了。这时，我们就可以开始了解遗传学水平的化学战争，而且，自然界的这种相互作用很可能比想象中还要普遍，”Currie 教授指出。

那么，切叶蚁是如何与蘑菇及细菌形成共生关系的呢？这一点暂时还不清楚。Currie 教授和 Suen 博士希望通过新的先进的分子及遗传学技术，如全基因组测序，获知这些共生关系是如何形成的，以及这种相互作用是如何使切叶蚁成为种蘑菇能手的。

译文转录自：http://www.lifeomics.com/?p=19596 阳阳/编译

原文检索：http://www.sciencedaily.com/releases/2008/11/081117082048.htm

人类在 20 世纪才学会使用第一种抗生素——青霉素，而蚂蚁早就把天然抗生素当做农药来用了。英国一项新研究显示，蚂蚁还懂得“联合用药”，同时使用多种抗生素。

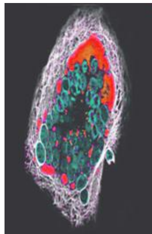
英国科学家研究的这种蚂蚁叫做顶端切叶蚁，生活在中美洲、南美洲和美国南部，它们会用牙切下小块树叶当做原料，种植真菌为食。由于“作物”品种单一，蚂蚁的真菌“农田”容易受病害侵袭，比如霉菌感染。

此前研究人员发现，切叶蚁会利用其体内细菌制造的抗生素来抑制真菌“农田”里的病菌，就像人类用农药清除农田里的害虫和杂草。不过，此次研究首次发现蚂蚁会联合用药。蚂蚁很少遇到病菌抗药性问题，联合用药有可能是原因之一。

英国东英吉利大学日前发布公报说，该校研究人员从加勒比岛国特立尼达和多巴哥收集了三个群落的顶端切叶蚁，分离出其体内制造抗生素的细菌，并发现这些蚂蚁会将多种抗生素结合起来使用，很像人类治病时的联合用药方法。

通过这项研究，科学家还发现了一种新型抗生素，与临床上经常使用的“制霉菌素”相似，这将有助于研发新的抗生素药物。

转录自：生物谷。新华社黄堃报道



最后是牛瘟 rinderpest。这例子指出如没有演化，会是什么一回事。这是牛瘟病原体，这病毒攻击牛，水牛，大羚羊，长颈鹿，非洲羚羊，疣猪和非洲野猪，都是有蹄类哺乳动物。牛瘟攻击哺乳动物树形图的一个分.



1750 年代，牛瘟在荷兰肆虐[186]

牛瘟在亚洲演化，通过人类反复入侵欧洲。亚洲和欧洲曾接触这种疾病，有牛瘟的演化经验，但是非洲没有。牛瘟进入非洲，可能是经意大利人带到索马里兰，或是 Gordon 将军解救喀土穆时带来一些俄罗斯牛只。牛瘟在 1880 年代到了非洲，因为欧洲人带来牛只。至 1890 年，牛瘟已越过撒哈拉，席卷非洲南部。

---

[186] http://www.foodsecurity.ac.uk/assets/images/general/rinderpest-in-netherlands.jpg



直接的后果是在 1890 年代牛瘟灭绝了大部份驯养牛只和野牛，以及许多牛科动物。这导致大规模饥荒，严重影响曾经

只有一个羚羊物种因此而灭绝，但已大大影响了所有其他野生有蹄类哺乳动物在非洲的分布，改变持续至今。这些动物在一些地区卷土重来，有一些地方（例如南非）现在有使用牛瘟疫苗。分布仍在改变，也可以这事件的痕迹。



人民失去了食物供应，当时还爆发天花疫症，开始通过生态系统引起连锁效应。1917 至 1918 年，野生动物种群有家畜流行病，适逢流感全球爆发。1923 年，1938-41 年，牛瘟再次侵袭非洲。牛瘟就是在这样的生态环境中蔓延。

有一些有趣的间接后果。在受感染地区，吸血的采采蝇消失。采采蝇的食物来源是野生有蹄类哺乳动物。没有牛羚或长颈鹿，采采蝇就逃跑，转移到树丛和灌木作为栖息地，改以食草动物为食物。图片是采采蝇在非洲的分布[187]。



因为牛瘟，食草动物也消失了，采采蝇也失去食物，但多了栖息地，因为没有有蹄类哺乳动物吃掉灌木。牛羚消失，狮子饥不择食，爆发了狮子吃人的惨剧。1920 年牛瘟疫情时，一头狮子杀死 84 人。

1992 年，我第一次去到乌干达伊丽莎白女皇国家公园。公园里有人居住，他们骑自行车到公园管理处商店购物。狮子学会可以把骑着两个滚动轮子的东西拉下来，就是可口的食物。狮子像追逐绳球的小猫，习惯了推倒自行车和吃人。在我到步之前两个月，有十三个人是这样被吃掉。这些事情仍然时有所闻。

大片土地因狮子而被放弃，丛林乘时扩大地盘。有蹄类哺乳动物数目下降，人类撤走，灌木生长。有蹄类哺乳动物对牛瘟产生了免疫力，回到被遗弃的农地，又成为生活在新灌木丛的采采蝇的宿主。牛瘟入侵，生态上改变了一堆东西，也改变了非洲的地理。

苍蝇传播昏睡病，影响有蹄类哺乳动物和人类。昏睡病对家养牛只是大问题。因此，人类撤退。到后来狮子回复吃食有蹄类哺乳动物，人类也不再回来。

坦尚尼亚的 Seronera 和维多利亚湖之间的 Serengeti，就是所谓死亡谷，这是因为昏睡病极为流行。这些地区现在称为非洲国家公园。

---

187 http://withfriendship.com/images/i/41769/tsetse-fly.jpg

一个世纪以来，牛瘟至少改变了半个大陆的生态结构。后果是相当糟糕。事后孔明，这些都是可以预测的。当 Gordon 将军解放喀土穆时，火车带上几头俄罗斯牛；没有人知道是携带了影响整个非洲大陆的病毒。我们必须非常谦虚，不要以为我们是多么了解生态和演化。随时都可能有坏狗屎。

欧洲人初到美洲新世界时，发生了同样的事情。欧洲人对天花和麻疹这些疾病有较高抵抗力，他们把疾病带到美洲，藉此推翻阿兹特克文明。几百名西班牙远征军如何消灭十万阿兹台克军队，答案是阿兹台克人已是奄奄一息。西班牙远征军从 Vera Cruz 行军至墨西哥城，疫症走在他们前面。美洲新世界和波利尼西亚群岛都有这些事情。

牛瘟在非洲大肆蹂躏，亚洲和欧洲波澜不惊。欧亚的有蹄类哺乳动物对牛瘟有悠久的演化历史，现存没有绝迹的动物已经过关。整体总结共同演化，有很多事物在共同演化。这不仅仅是物种彼此共同演化，还在许多层次发生。这意味着其他生物是被选择的环境中最重要的要素。

不要以为生物面临的挑战只限于气温，降雨量之类的东西。一旦有了生命，地球上不同物种成为彼此的最重要互动伙伴。部分原因是跑得尽快，也只是原地踏步；红色女王的概念，可能尤其适合致病性的范例，有性繁殖的演化是针对寄生虫的适应。牛瘟例子告诉我们，演化的程度是惊人的，特别是外来物种入侵长时间隔离的大陆。

2010 年 10 月 15 日

纽约时报：**联合国宣称牛瘟已被彻底解决**

联合国粮食和农业组织上周四宣布，致使畜牛大量死亡并引发饥荒的牛瘟已经被彻底驱除。

牛瘟(Rinderpest)不会感染人类，但数千年来一直折磨着全球各地的畜牛，死亡率达 80%，高于另一种已消除的疾病天花，最后一例牛瘟于 2001 年出现在肯尼亚。

仍旧待决的事项包括各国实验室内应当保留多少冰冻病毒与感染组织及利用活体病毒制造的疫苗。病毒学者希望保有研究材料，而公共卫生专家担忧实验室事故或恐怖主义袭击。而天花病毒只在亚特兰大和莫斯科保有实验室样本。

牛瘟来源于亚洲，随后迁移至埃及，但从未在美洲和澳洲爆发。19 世纪传入非洲后引发了毁灭性的结果：畜牛大量死亡，随后是大规模饥荒。在意大利征服阿比西尼亚（今埃塞俄比亚）的战役中由意大利人从印度传入埃塞俄比亚。

千百年来，畜牧业者和兽医通过大量宰杀、隔离和粗陋的免疫方法驱除牛瘟。其中使用了类似治疗天花的“种痘”手段，但时常适得其反。1950 年代，英国兽类病理学家瓦尔特·布罗莱特在

非洲成功发现了一种“种痘”方法。而国际性驱除牛瘟的努力始自 1994 年，通过疫苗、野外及实验室工作，在最后一例牛瘟爆发的 9 年后，已可证明牛瘟已被彻底驱除。

译文转录自果壳网（guokr.com）

阅读：

物种交流，物种灭绝...哥伦布交流（多篇文章）

第二十一讲：演化医学

今天谈论**演化医学** evolutionary medicine，范围相当大。部分是关于人类携有本身演化史的痕迹，这是基于我们对重大医学问题的回应：自身免疫性疾病的卫生假说，抵抗力和药物反应的遗传变异，天择的痕迹暗示疾病已经写在基因组。

还有生殖医学的问题。人类生命史尤其特别。对比黑猩猩或倭黑猩猩，人类女性生儿育女的速度是两倍于黑猩猩，唯一方法可以做到这一点是有他人帮助。这表明人类很长时间已经有高度社会性组织，我们的生命史回应了这一点。

较早之前谈到遗传冲突，印记和精神疾病，以及卵巢闭锁、选择性堕胎和配偶选择等有趣的生殖医学问题。演化医学大部份是关于疾病的演化和生态。疾病有适应战略，有本身的议程。很多疾病已开发出方法以避免人类免疫反应，以操纵宿主。有一些操纵了人类：咳嗽和打喷嚏就是这样一回事。患上疟疾时，我们十分疲惫，要躺下。毒力很快发展出耐药性。这些都是非常重要的医学问题。

演化遗传学和基因组学涌现病毒起源的信息。举例来说，通过分子系统学，侦查确定乌黑白眉猴是 HIV - 2 的祖先，而活在黑猩猩的 SIV 病毒是 HIV - 1 的祖先。

就遗传学和种群生物学而言，不同类型的细菌有非常显著的差异，特别是如何轻易可以做到基因横向转移。如果一个物种的细菌演化出抵抗某种药物的能力，这耐药基因有多大可能进入另一物种？这显然是关键问题，取决于这细菌的特定演化遗传，而细菌在这方面各有不同。



新疾病在什么条件下出现？这是新兴领域。还有退化性疾病。老龄化是如何发展？既然老龄化有演化理论，预期生物老化有什么特点？是简单或复杂？解决一个问题，会否有另外的影响？



可以把癌症作为演化的过程。每个癌症是本身的小小微观演化进程。癌细胞种群是遗传异质性生长的细胞球，这具有重要意义。退化性疾病，例如心脏病、肥胖症和糖尿病，可追溯至演化史。这就是演化医学的时间规模。



想到人类的历史痕迹，通常想到狩猎采集者和他们生活在一起的种群。想到疾病的演化生物学，通常想到埃博拉病毒、艾滋病毒和疟疾。想到退化性疾病，通常想到老化过程。演化医学就是研究这些很多不同的东西。

演化医学范畴很大，这一讲只可以给出一些重要的经典主题，一些令人惊讶的新见解，一些总体

信息，例如人体是是有间接成本的妥协；或是演化需要时间；或是病原体有本身的议程。

我会发表我目前的研究。我研究老龄化的演变，目前正在研究天择如何对当代人类发挥作用。我会给出针对执业医师的信息，在临床和公众健康的实际应用。我的主题是「与现代生活不匹配」。

先谈谈细壮表现型，自身免疫性疾病和寄生虫，接着谈谈病原体怎样有本身的议程，并迅速演化。这是演化医学的小部份主题，但这都可以说是重要主题。

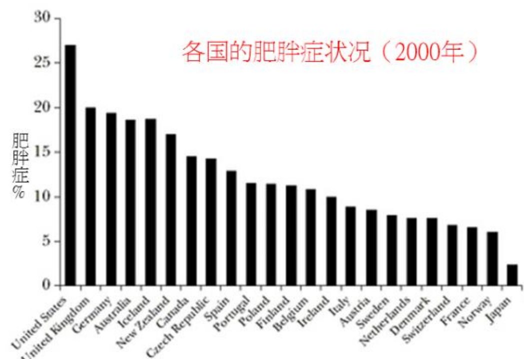
细壮表现型 thrifty phenotype[188]：早期的生活事件未能预测晚年生活环境。或许以前曾经是很好的预测，或许那些早期生活事件与环境有很好的相关性，那是更新世的环境。



我们知道：如母亲和婴儿在营养方面受到压力，胎儿和婴儿的肥胖风险会增加，五六十年后的糖尿病和心血管疾病风险会增加。初始数据来自荷兰的饥饿冬季。

概念是在生命早期受到压力，会把个人生理调整到非常有效储存能量，但它在有适量饮食的时期是不恰当。因此，肌肉细胞变得抗拒胰岛素，脂肪集中在特殊仓库。现在有很多数据表明人类有这种情况。数据来自 1944-45 年在荷兰的饥饿冬季，当时德国纳粹党切断对荷兰大部份地区和阿姆斯特丹的粮食供应

十九世纪后期，斯堪的纳维亚半岛的芬兰，以及最近在英国和菲律宾也有饥荒。可以在大鼠和绵羊重现这状况。顺带一提，可以在模型系统中复制是非常重要，因为这意味着不管什么原因令事物演化，即使大鼠短短的寿命也必然存在这原因。



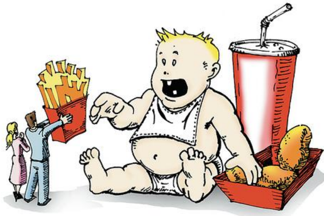
环顾世界，美国成年人约有 20%患有肥胖症。有趣的是墨西哥农民有 60 至 70%%肥胖。大家不会猜想墨西哥农民有很多钱花费在很多食物，但他们大多是胖子。

糖尿病发病率正在迅速增长，晚发性糖尿病爆炸性发病。大家会猜到大多数是在印度和中国，仅仅是因为印度和中国的人口是如此庞大。这占了全球卫生预算很大一部分，因此这是重大问题。

---

[188] Thrifty phenotype 一般译为「节约、简俭、俭约」或「饥饿」表现型，似乎未有把握重点。Thrifty 释义有 1. 节约 practicing thrift or economical management; 2. 兴盛 thriving, prosperous, or successful; 3. 细壮 thriving physically; growing vigorously. 从教授的解释可见与「节约、简俭」全无关系；「饥饿」取用借义：肥胖是因为吃多了，吃多是因为饥饿。这也不是因为所谓胰岛素失调导致肥胖的原意。左看右看，总没有「节约」或「饥饿」的思。Thrifty phenotype 是适应幼年时食物不是很充沛环境的基因，未能适应成年时食物充沛环境而〔可能〕致病。Thriving physically; growing vigorously 最贴近。野人献曝，thrifty phenotype 译为「细壮表现型」。

看看各国的肥胖数据，最不肥胖的国家是日本，许多欧洲国家也是低水平。美国，英国，德国和澳大利亚的肥胖率超高。这不是必然在生命早期有频繁的营养压力。



印度和中国，以及非洲国家和墨西哥经历人口过渡，经济也过渡到发展中国家；父母一代曾经历粮食压力，而下一代现在吃得好，更多接触垃圾食品，就会得到这样的反应。

看看这样的数据，有很多大概真的与绌壮表现型假说无关。现今世界，因为在生命早期启动了发育的开关掣，其后一生面对丰富饮食时表现型的设置不适当，从而导致在五，六十岁时患上心脏病和肥胖症等，我估计这情况只占肥胖症不多于 5%。这可能是重要组成部分，但不是全部。

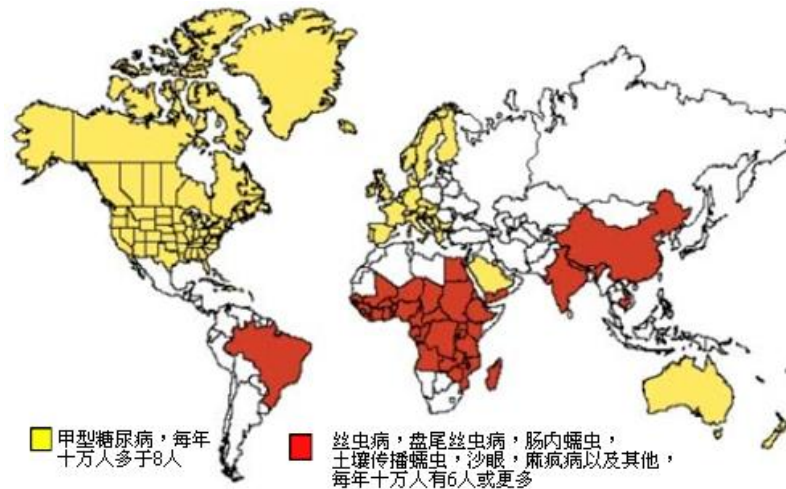
论点是这样的表现型适应更新世环境：如果后代切换到绌壮表现型，在危险童年会有较高的存活概率，或许可以活到第一次生育事件。在那种环境，五、六十岁会发生什么事可能是无关重要，因为大多数届时已经死了。这是演化的论点。

我不认为我们实际上知道是什么选择了绌壮表现型。实际上是有这样的一回事，也有一个似是而非的演化故事来解释。重要的是要知道这可能是演化的原因，但我们确实不知道是什么一回事。

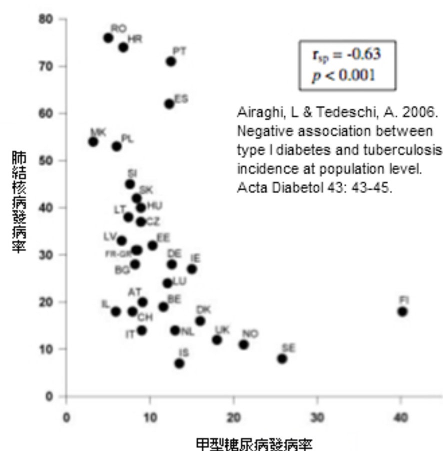
蠕虫假设：人类与现代生活不匹配

我们较为清楚另一点，这也只是假设：人类与现代生活不匹配。人类面临的疾病，部分成因是我们历史性转变成文明状况。要点是我们的免疫系统与蠕虫和细菌一直共同演化。

演化或多或少涉及人体总是有蠕虫和细菌的假设。现代卫生（基本上是干净用水系统）和抗生素清除蠕虫和细菌，但免疫系统反应不当。人体正爆发自身免疫性疾病。哮喘，过敏，甲型糖尿病，多发性硬化症，非特异性局限性肠炎和其他自身免疫性疾病增加非常迅速。传染病下降，自身免疫性疾病增多。



有一些空间相关关系可能有一些暗示。甲型糖尿病是自身免疫性疾病，常见于欧洲和澳大利亚，在沙特阿拉伯也相当普遍。蠕虫和麻疯病，以及不同蠕虫感染病多发的国家，几乎都在热带地区。没有数据的国家是白色。所以这只是全球的部份数据。



看看甲型糖尿病和肺结核病的关系。甲型糖尿病多发，肺结核病不多见；肺结核病多发，甲型糖尿病不多见。这是反向的空间相关性。

还有更多数据。在德国和其他欧洲国家，农场孩子比城市儿童较少过敏症。过敏症有非常简单的测试：在手臂洒上少许尘螨卵子，看看是否有反应。有血吸虫病的孩子不会有这么多过敏症，他们对尘螨没有反应。较少哮喘病的成年人更容易感染线虫。在热带地区的医生几乎看不到自身免疫性疾病。在加蓬或刚果的无国界医生看到很多传染病和蠕虫病，不会看到自身免疫性疾病。

是什么一回事？蠕虫是大型的多细胞寄生虫，要长期生活在人体才可以成功繁殖。蠕虫排出卵子以进入另一宿主，卵子进入非常危险的环境，任何单一卵子的成功机会很微。因此，长久以来，蠕虫演化出多种活在人体的方法，不被人类的免疫系统淘汰。

这已经持续了亿万年。蠕虫非常擅长于干扰信号通路，这些通路刚好会引起过敏和哮喘。从人类的观点想一想。人体内有蠕虫，也极为适应在人体内长期生活；人体的免疫系统要以炎症作出反应，但总是不能摆脱它们，因为蠕虫技高一筹。因此，人类要从坏事中得到好处。首先是蠕虫出现时，要调低炎症反应，免至伤害自己，因为炎症反应是退化性疾病最具破坏力的部分。

动脉硬化和类风湿关节炎就是这么一回事；有很多炎症反应可能损害身体。所以蠕虫出现时，要

调低炎症反应。这意味着这共同演化的互动双方都有演化。真正的原因是相当复杂。

清除了寄生虫，已经积极下调的免疫反应变得不再适当，反蠕虫机制没有适当的目标，被不适当的目标骗了。目前正在研究这是否坚果症过敏的基础，例如花生过敏症已经大大爆发。这似乎是部分成因，但可能不是全部。当然是人类的炎症反应已改变。

现在还在研究另一有趣部分：想象人体与蠕虫感染已达致演化均衡。蠕虫令免疫系统下调，免疫系统除了应付蠕虫，还有很多其他的事要应付，所以起动生产了一系列的细胞以应付不同侵略者。免疫系统的筛选器是在脾脏和胸腺中的腺体，筛选出免疫系统招来攻击本身组织的任何分子或细胞种群。一直在这层次筛选。

蠕虫离开人体后，免疫系统不再因为有蠕虫而下调，免疫系统运动加快，抛出很多东西给筛检器。筛检器不是为了应付那么多东西而演化，因此放过了更多可能与本身组织有反应的细胞。

这是假设，不是已有证明的事实。我想指出自身免疫性疾病是有逻辑的，无论是蠕虫已经操纵免疫系统信号然后撤回那一刻，或是经营为免疫系统建立的筛选机制；两种情况都有可能。

防碍动物模型自动免疫的蠕虫反应或蠕虫产品	
宿媒或产品	自动免疫疾病
曼氏血吸虫 Schistosoma mansoni	实验性自身免疫性脑脊髓炎 Graves 甲状腺炎
曼氏血吸虫卵 Schistosoma mansoni eggs	实验性自身免疫性脑脊髓炎 实验性结肠炎
旋毛线虫 Trichinella spiralis	实验性结肠炎
毛首线虫 Trichinella suis	发炎性肠病
肠道寄生线虫 Heligmosomoides polygyrus	实验性结肠炎
ES-62 类蛋白质（啮齿动物类线虫产品） (Acanthocheilonema viteae product)	胶原诱发关节炎

有什么数据？这是基因敲除的小鼠模式，模拟甲型糖尿病。以基因建立小鼠模型，模拟人类的甲型糖尿病。令小鼠感染各种蠕虫，看看 T 细胞偏见是否改变，足以证明可下调自身免疫性疾病。这些东西预防基因敲除小鼠的甲型糖尿病。

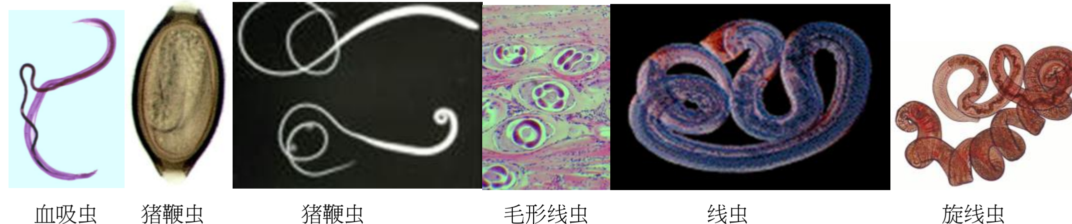
血吸虫，肠道寄生线虫，旋毛虫都做得到。结核分枝杆菌，沙门氏菌也做得到。基本上，传染因子是小鼠模型甲型糖尿病的拮抗剂。

问题更广泛一些，如另一种疾病有动物模型，可以怎样应付？已经有了血吸虫，旋毛虫，鞭虫等。在模型系统，这些东西防止结肠炎，发炎性肠病，胶原诱导关节炎，格雷夫斯甲状腺炎，等等。。

动物模型系统有一些证据说明这是可能的。

要决定使用这些讨厌的蠕虫来治疗人类，会选择哪一些？要求蠕虫不会对人体真正造成很大的致病问题，不会在人类繁殖，能调节剂量，不感染他人，不改变已产生免疫力患者的行为，不受普通药物影响（如阿司匹林和类似东西），治虫药物可以清除，培育时没有其他潜病原体，可以大数量培育，运输和储存时处于稳定状态，用药方便。

有疗效的蠕虫



血吸虫　猪鞭虫　猪鞭虫　毛形线虫　线虫　旋线虫

那些蠕虫做得到？猪鞭虫有这些特点。可以在实验室养殖这东西；在爱丁堡，我在 Rick Maizels 的实验室见过；猪鞭虫在小瓶子乱窜，看起来像小螺纹；这基本上是利用蠕虫卵子。

有一些数据。四位克罗恩病 Crohn's disease 病人和三位溃疡性结肠炎患者，摄入 2500 枚猪鞭虫卵子后，病情有好转。二十九位克罗恩病病人每三星期摄入 2500 枚猪鞭虫卵子，为期二十四周，有二十三位病情大为减轻。五十四位溃疡性结肠炎患者参加双盲，安慰剂对照试验，使用蠕虫疗法的有 43%病情好转，安慰剂组只有 17%。各位进餐时来一点猪鞭虫卵子？

最难搞的是多发性硬化症。这种自身免疫性疾病非常，非常讨厌，袭击大脑轴突的鞘，而每一患者的袭击方法不同，症状开始发展的方式也不同。大脑逐渐生病失效，基本上就是这情况。

多发性硬化症有这些症状：麻木，刺痛，发麻，无力，痉挛，痉挛，抽筋，疼痛，失明，视力模糊，大小便失禁，尿急，便秘，言语不清，丧失性功能，失去平衡，恶心，疲劳，抑郁，短期失忆，其他形式的认知功能障碍，无法吞咽，无法控制呼吸...。大约有六十名多发性硬化症病人去瑞士安乐死，因为他们面对的是以非常痛苦的方式结束生命。

阿根廷最近有病例对照研究，指出感染寄生虫的多发性硬化病人，病情恶化程度减缓。这还不具说服力。这是病例对照研究，是临床医学的黄金标准。

把一帮人分成病例和控制组两个群体。看看有什么事情发生。得出的数据足以说服美国国立卫生研究院批准爱荷华州进行临床试验，让多发性硬化症患者接受猪鞭虫卵子治疗。

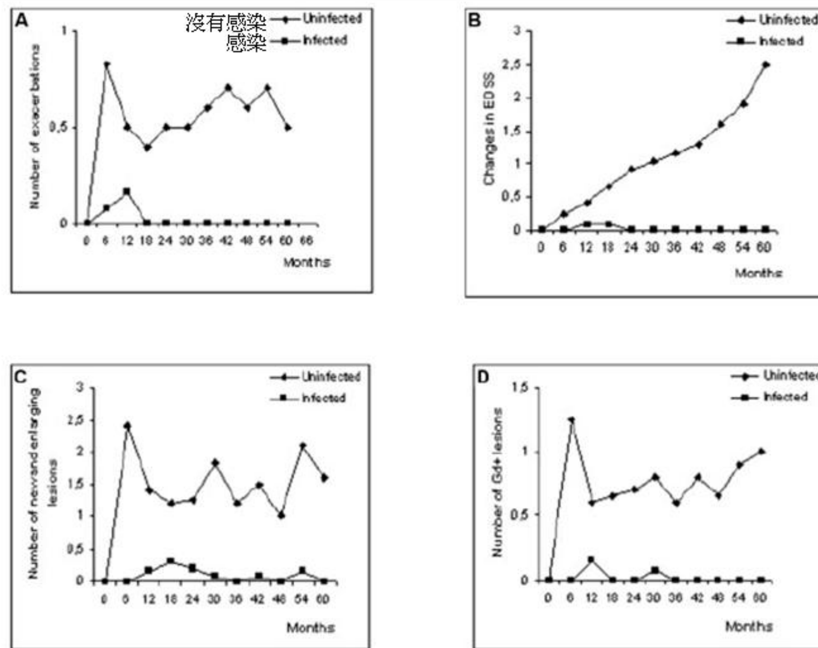


Fig 1. Number of exacerbations (A) and changes in extended disability status scale (EDSS; B) and magnetic resonance imaging (C and D) parameters observed over time in parasite infected (squares) *and uninfected* (diamonds) *multiple sclerosis (MS) patients. Gd = gadolinium.*

上图数据来自阿根廷。四个小图是衡量多发性硬化进展的四种不同方式，X 轴是五年时间，Y 轴是多发性硬化症的一些计量。四个小图比较受感染蠕虫和没有感染蠕虫的患者在多发性硬化症的同一阶段：没有感染的患者变得更糟，而受感染的患者没有变得更糟。很清楚。

我第一次接触演化医学，没有这项假设或是并不很突出。我十年前开始留意，当时并不相信，现在是相当惊讶这演化医学的部分实际上导致重要的临床治疗结果，可能改变治疗方法和帮助很多人免受痛苦。我没有料到是这样的。

人类的演化快于文化的演化，因此人类是不匹配现代生活。这对我们的饮食和卫生清洁极为重要。肯定在卫生方面，极有可能一些人出生时面对食物压力，其后遇上垃圾食物，这会导致严重的医疗问题。因此，演化医学看法之一是人类依循更新世狩猎采集社群特有的饮食、生态、社会生活和洁净程度而演化，而这一切现在发生了根本变化，人类还没有追上来，人体还没有调整。

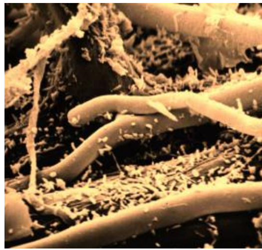
病原体演化

病原体又如何演化？病原体对人类的手段有非常迅速的反应，例如抗生素和疫苗。抗生素耐药性是医院事故的一大部份，因为医院使用最多抗生素。毒力也不断演化，这方面有许多有趣的故事。

例如，1348 至 1350 年，欧洲鼠疫向北蔓延，毒力越来越弱；约在 1500 年，一个梅毒新品种从新大陆传入欧洲，传到那不勒斯，阻止了法国军队征服意大利，然后随着蔓延毒力迅速降低。历史有很多这样有趣的故事。

但今天牢牢掌控人类的问题是疫苗，因为我们现在设想疫苗是新疾病，不是童年的疾病。我们现在看疫苗，不是疫苗基本上为人口消毒。现在的疫苗是不完美的疫苗，而问题是疫苗是否会引起毒力增加？

先谈谈抗生素。人类使用的药物需要细菌基因，处理药物和产生抗药力的细菌基因，几乎全都是在人类药业以前已经演化。因为细菌亿万年来相互之间以及与真菌一直在打化学战。



细菌是生化大师，已经开发出存活在自然的庞大综合能力。每亩耕地约有一吨左右的细菌，即是 10 的 17 次方。这是巨大的数字。10 的 17 次方的细菌存储很多信息。有些少数据。抗药性是在土壤和野生动物中演化。从离开医院的取土壤样本，土壤要有形成孢子的细菌。480 株细菌每株有多重抗药性，现时没有能付全部细菌株的有效药物。到处都是自然的变异。这是生物多样性不利的一面。

大自然的细菌有许多演化的潜力。在澳大利亚内陆收集的粪便样本，多的是澳大利亚不同哺乳动物的肠道细菌，有多重抗药性；这些细菌从来不是接近城市或是服用抗生素的人类。

一方面这是自然而然。可以怎么办？农业使用抗生素是很重要的。农民使用抗生素，是减少猪，牛，鸡投入抵抗疾病的能量，可以更迅速成长。农民使用抗生素，增加生产，对他们有利。

很关键的抗生素是万古霉素 *vancomycin*；约二十年这是对付多重抗药性金黄色葡萄球菌 *staphylococcus aureus* 的最后防线。人类当然希望万古霉素不要演化出抗药性，否则难以在医院做手术。

丹麦政府注意到丹麦农民使用万古霉素，立即禁止。因此哥本哈根有了人类感染对万古霉素有抗药性的肠球菌的前／后比较。数据是从 12%下降到 3%。农场禁用后，城市医生感染对万古霉素有抗药性的细菌减少 9%。

另一方面这是计量肉类加工厂有多骯脏的测量。肉类有许多杂质。有一部关于麦当劳的电影真的令人反胃，也表明农业广泛使用抗生素是多么重要。

另一使用很多抗生素的地方是医院。大概是在 2003 年吧，疾病控制中心估计美国有 90,000 居在医院感染了抗药性细菌，其后死于细菌感染；他们进医院时没有这些感染。

抱怀疑心态的研究人员查阅医疗保险公司的索偿申请，发现实际数字很可能高于十倍。作为比较，当年美国一年内有 17,000 人死于艾滋病，流感约 37000 人，乳腺癌约 40,000 人。实际上，因在医院感染细菌而致命的数目，是多于所有这些领先杀手的总和。进出医院的病人有 7.5%受到感

染，这吻合世界卫生组织估计拉丁美洲的感染数字是 6-10%，而全球是 8.7%。

在医院产生问题的大多数抗药细菌，是普遍与人类共栖的细菌，不是病原体。如果入院病人携带着敏感菌株，很可能被源自医院，更危险的细菌接管。存活在医院的细菌几乎全都有抗药性或多重抗药性，因为医院使用这么多抗生素。为了让急症室或深切治疗病房的病人在手术前保持清洁，使用抗生素增加了病人在大手术后的存活机会。这倒过来清除了敏感菌株，产生了抗药性的强烈选择，抗药性菌株更容易接管病人。医护人员在受感染和没有感染的病人中走动，无意中成为病传播者。医院病人出入频繁。菌株要留在医院，就要在病人出院前传播。在医院和疗养院来来回回的病人是对抗生素有抗药性菌株的温床；即使医院能够战胜这一波抗药性细菌爆发之后，这些医院常客又把敌人带回来。

后果是一人得益，整体人口付出代价。医治抗耐药菌株的成本更为昂贵。如结核病没有抗药性，医治成本约为一万五千至二万美元；医治带抗药性的结核病，成本约为二十五万美元，高出十倍左右。因为抗药性，美国每年的经济负担约八百亿美元，全球的经济负担可能是一万亿美元。这是大问题。经营养老院，怕得要死的是院友带来细菌的抗药菌株，很快就会有不治的肺炎，老人就挂了。

医院和疗养院有颇为深入思考应该如何管理使用抗生素。但经常被使用的那种头脑简单的方法只是轮流使用抗生素。医院使用抗生素 A 为期三周，然后转用抗生素 B；每次菌株开始对抗生素 A 演化出抗药性，就受到抗生素 B 的打击，依此类推。结果是这选用制度一次又一次极为有效催生了多重抗药性的快速发展。

搞砸细菌的最好办法是对医院的个别病人随意分配抗生素，每两天就改变用药。这会使护理人员疯了；这是难以管理，但这是最有效的方法。应用在化疗方面，许多肿瘤学家不知道癌症是遗传异质性细胞组群。我的意思是，癌症之所以持续是因为有了最好的突变率让细胞继续发生变异，变得非常的遗传异质性。稳定分化的细胞要经过七至九次持续突变才变成癌细胞。

这些突变是 DNA 修复装置的突变。因此，癌细胞往往有相当升高的突变率，变得有非常的遗传异质性。所以，以化疗医治，等到失败然后开始另一疗程，实际上是运用选择的压力，非常有效地为化疗的抗药性而选择。

如采用较先进的策略，已经计算出可延长癌症患者的寿命好几倍，这一切取决于癌症。以乳腺癌为例，十年或二十年的生存机会，经操纵化疗后可以延长到三十至四十年，这是许多妇女正常寿命。因此，演化模型在这方面其实真的可以有助于更好管理使用抗生素。

毒力演化

谈到毒力，例子是埃博拉，艾滋病和疟疾来象征毒力演化的三个不同阶段：疾病出现，进入人类

组群，然后开始适应。

第一阶段的例子是埃博拉，莱姆病，禽流感，非典，狂犬病。这是来自其他物种的偶然感染，还没有适应人体，有时足以致命。顺便说一下，并非总是如此。我们或许没有留意进入人体的有成千上万东西从来没有扎根，很快死光了，只是通过人体而没有导致成任何重大疾病。

其中一些是非常致命，或许只是极小比例，问题要点是它们从来没有任何在人体内演化的经验，未能适应最适合它们的毒力水平，很快杀了我们，它们也无法脱身。埃博拉本质上是自我熄灭，扩散不会超出一个村庄，因为每个人都死得太快，病毒不能传播。

第二阶段是寄生虫已经建立基地，但远远未有最佳的毒力。艾滋病毒可能就是这样。艾滋病毒的毒力可能仍在发展。我们认为这病毒已存在人体约七，八十年。用来对付澳大利亚兔子的粘液瘤病毒，在当地的毒力下降，因为兔子死得太快。

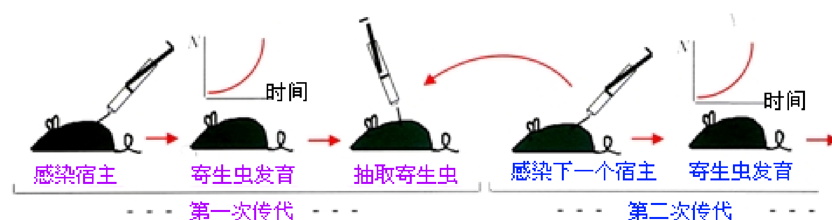
第三阶段要应付的已是根深蒂固的寄生虫，存活在宿主已经有很长时间，毒力可能是在最佳水平。毒力会杀死一些人，但它不会杀得太快。致命的速度让大多数寄生虫仍然可在第一宿主死亡之前离开，感染另一个人。疟疾和肺结核的情况可能是这样。

第二阶段是毒力演化实际上成为医疗技术的部份。微生物学家一直使用连续传代以生产已降低毒力的疫苗。减毒疫苗是会引起严重疾病的病原体，但已经演化改变，毒力降低。疫苗会感染人类，但不会因而得病，会引起非常强烈的免疫反应，这对没有降低毒力的亲属同样有效。

这方法被用于生产以下疾病的疫苗：萨宾口服脊髓灰质炎，麻疹，腮腺炎，风疹，黄热病，水痘，结核病和伤寒。这实际上说明毒力的迅速演化是医学技术，在过去五十多年已是如此，原理是病原体迅速演化。

有关结果表明，在不同宿主的表现真的有广泛的此消彼长。在这宿主发挥得很好，在那宿主就很差劲；这局限了宿主的范围和约束新疾病的出现。这些数据技术上是直接关连到疫苗的生产，间接说明病原体的演化和生态环境。

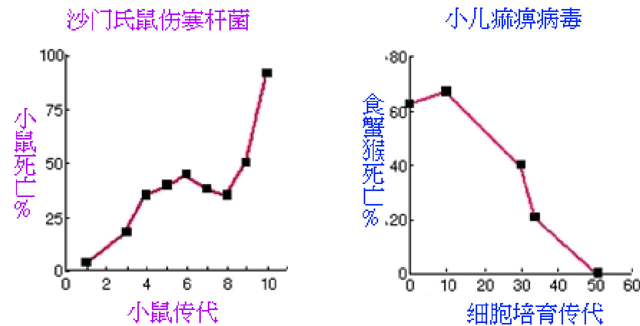
抗药性与毒力：系列转移实验



事情是这样的。选一只有不错遗传同质的大鼠，对寄生虫不会有任何基因挑战。把寄生虫植入大鼠；寄生虫呈指数性增长，在这迅速增长阶段，取出一些寄生虫。删除寄生虫的传输成本和传输

时的取舍，把提取的寄生虫注入另一只宿主大鼠，让寄生虫指数性般增长，保持这样的增长状态，大鼠疯狂的死掉。就是这样的一回事。

抗药性与毒力：一系列的宿主转移



左图是沙门氏鼠伤寒杆菌以小鼠为宿主。在新宿主体内开始时，毒力变得越来越厉害。细菌适应了新宿主，变得非常善于在宿主体内生长。

右图是细胞的传代培育，直轴是感染脊髓灰质炎病毒（小儿痲痹病毒）而死亡的猴子。这实际上是 Sabin 的原始数据。他利用细胞培植病毒。病毒善于生活在细胞培育，但在猴子体内却是非常糟糕；病毒活在细胞培养的时间越长，杀死的猴子越少，直到细胞培养传代五十次后对猴子已不再致命。在这一刻开始以人类临床试验。

操控毒力有几个要点。其一是毒力可以很快演化。近五十年来，医学科技一直操控毒力，产生了一些最成功的疫苗。

这足以证明刚才提到的假说：为了在宿主体内活得好，必须放弃能够传染其他宿主物种。想生产感染人类的一种毒力降低活疫苗，先要从人体抽取病毒，注入另一物种，让病毒变得很善于杀害这物种，但降低杀死人类的毒力。当毒力不再有能力杀死人类，就可以使用作为活疫苗。

有关演化医学还有另一重点，毒力面对疫苗时是否会演化？已经提到毒力传播的取舍，毒力太强，不可能传染，因为在离开之前已杀死宿主。这应该是毒力演化形成的最根本取舍。这被认为是广泛的，真的被认为是把毒力降低至中间水平。从广义来说，有相当多证据表明这是真实的。

如疫苗是不完美，情况又如何？疫苗发挥得不错，但不会杀死所有宿主的所有病原体。所以称之为不完美，不完美疫苗会降低毒力的成本，某些宿主会逃出生天，所以只会得到部分的免疫反应。病原菌可以在体内依然存活较长一段时间，因为疫苗只是发挥部份作用。

但是如果毒株较具竞争力，而宿主有多重感染，那么这些毒株在对疫苗有不完美反应的宿主体内存活最长久。感染疟疾的小鼠就是这样。盖茨基金会和世界卫生组织希望为五亿人注射疫苗防治疟疾。所有疟疾疫苗都是不完美；实际上，没有一种疫苗是全能，看来所有疟疾疫苗将是不完美

的。

这导致道德或公共健康的两难困局，颇为类似抗生素的抗药性。数以亿计的人接种疫苗预防疟疾是好事，但好事也有不幸的副产品。可能的情况是幸存的疾病变得更致命，少数人会感染更难应付的疟疾菌株。

一如抗生素抗药性，知道这样的事情会发生可能是好事，可以开始准备。这不是建议大家不接种疫苗，这是建议大家理解接种疫苗的后果，这些后果是演化而来，要做好准备应付。如果你有兴趣，我会列出一些作者，你可以研究。

演化医学提出演化的思维，对医学研究和实践的问题提出一些有趣的新见解。但是，这当然不是排除或替代从分子医学和基于证据的医学科学的所有其他重要见解。生理学，遗传学和生物化学还有很多我们绝对有必要知道的事物。

第二十二讲：演化思想对社会科学的影响

今天的讲座不会考试。今天我是有理想的学术界学者，提出一些有普遍兴趣的讨论，也许会刺激你思考一些问题。

先告诉大家我目前这方面思考的一些背景，因为接近尾声时我可能用完了时间，还是在开始时先告诉大家。

大约十五到十八年前，我开始担心我们是否陷于个体[189]与组群之间重大转变这个关卡。2005-06 学年，我不再担任系主任，耶鲁大学慷慨给我全年休假。这一年我广泛阅读演化思想如何影响了心理学，人类学，政治学，经济学，所有这些与人类行为有关的同源范畴，涉及我们是否已演化在社会背景中有某些行为。今天我会说明我研究的动机和初步结论。

一年后出关，我想过坐下来写书，去年夏天我写了，但发现论点的逻辑有一些关键元素当时根本没有在科学上很好的建立。我不得不考虑：放下不表，或是推出令人兴奋的新书。要是我的新书发表一些声明，很容易就打进《纽约时报》。我决定不这样做，因为我是博物学学者，不愿意在没有实验支持的逻辑下向有教养的大众就人类状况发表一些什么声明。

我认为今天在这里发表是没有问题。我要提出一些假设，解释那些论点有很好的基础，那些没有，这样会带出一些非常有趣的问题，但出书提出这些核心声明是不负责任。

核心声明就是我们人类滞留在重大的演化转变。我们感到痛苦。痛苦是由于个人利益和组群利益有冲突，冲突一直没有解决，而一直推动我们朝着这方向走的天择机制也开始百病丛生。

这是有趣的想法。事实上，我从各方评论得知，人们认为《演化 *Evolution*》期刊容许我发表文章，实在令人吃惊，文章有趣但令人困扰，显然这仍然是悬而未决的问题。我认为演化生物学界的同僚一致认为这是有趣但未有解决的问题。开门见山，先说清楚。

演化思想对社会科学的影响



这是演化思想对社会科学的影响，以及对理解「我们是什么」的含义。先谈谈一些导致我有这想法的明显观察。在 1966-67 年间，我抗议参加越南战争，深切关注我为何要为国家而死的问题。

观察人类行为，真是不可思议。1916 年 7 月 1 日，索姆河战

[189]重复一些本译文的术语，以免混淆。个体 individual、组群 group、种群 population。

役[190]开战；一天之内，英国远征军损失五万八千人。八年越南战争期间，美国的阵亡人数相若。一直至冬天，英国继续攻击，又丧失四十二万人。在此期间，法国损失二十万人，德国损失五十万。六个月内，超过一百万人在白痴的带领下死于毫无意义的屠杀。重点：在接下来两年，依然有年轻男人志愿参军，服从领袖。这是深刻的观察，深层揭露关于人性的一些方面。

除了爱国主义，我们很容易受到其他社会情绪的影响。我们表达爱，同情，怜悯，内疚，羞愧，尴尬，责任和荣誉；三岁时已经有这些表达。心理学系的 Paul Bloom 观察他的孩子，从而观察人类道德情感的发展；他总结小孩到了三岁已经犯下了所有七原罪，除了色欲。七原罪是贪食、色欲、贪婪、伤悲、暴怒、懒惰、自负及傲慢



看来人类易受道德情感影响是天生的。没有道德情感的人被称为精神病患者或反社会，因犯罪而最终进监狱。我们相信陌生人，可以进行经济交易，我们甚至相信网络，填报信用卡资料。真是太神奇了。

Paul Seabright 的著作有这个有趣故事。大约一千五百年前，商人来到伏尔加河，打算和哈扎尔人做生意。哈扎尔人嗜血成性，但他们有钱。商人在河畔放下货物，然后离开。哈扎尔人来到，看看货物，留下一堆钱。双方没有见面。这样来回了两三天，讨价还价，双方只是把货物和金钱放在地上，直到最后成交：一方收钱，一方拿货。



目前尚不清楚在什么情况下，人们可以互相信任到足以进行经济交易，尤其是在 Madoff 骗案[191]之后。我们愿意纳税给政府，以换取造福整个国家的服务，不只是为了自己和家人亲友。看看世上各大宗教，会发现道德的核心都是关于稳定社会的行为。



基督教有橄榄山训谕，教导人们要温柔，要仁慈，即是要宽容；应与人和平，稳定社会的冲突。如果和兄弟吵架，在法庭要认罪；橄榄山训谕的核心教诲：己所欲，施与人。



伊斯兰教的《可兰经》教导善待父母亲友和孤儿穷人，善待亲友的邻居和他人的邻居，善待远行的人。看看这如何巧妙地扩大 Peter Singer 谈到的道德圈子，无论事物的距离有多远，始终与我们有一些遥远的关系，让人们觉得应该以道德相待。可兰经有非常明确的规定。得罪你的人，原谅他。拒绝你的人，施舍他。和你吵架的人，向他伸出和平之手；很类似打我左颊，以右颊迎之。

---

190 http://imagecache6.allposters.com/LRG/26/2694/MVTUD00Z.jpg

191 译注：Bernie Madoff 是纽约华尔街颇具名望的股票经纪。他设计了层压式投资骗局，令不少著名投资者金融机构损失 500 亿美元以上。2008 年，东窗事发。2009 年被判入狱一百五十年。



儒家思想是另一伟大传统。爱别人，要仁慈，慈善和善良。公元前六世纪的中国，教诲人们尽责去尊重家人和邻居；这是社会关系。己所不欲，勿施于人。早于橄榄山训谕五百年，孔子提出殊途同归的金科玉律。

背后的想法是民族主义和宗教这些东西是文化传播的价值体系，而生物学是这些价值体系可以拉动的把手，可能是通过遗传基因影响荷尔蒙（激素）及其受体。可能有其他的机制，但至少这是其中之一，而且目前正在实验研究。

举例来说，催产素 oxytocin。若是要稳定对方的信任，可以给对方催产素，对方会比接受过量睾丸激素 testosterone 更为合作和相互信任。睾丸激素较具侵略性，催产素是较多信任与合作。换句话说，人体有生理机制：如基因愿意，是可以像变阻器上拨下上拨，对组群的侵略或信任的一般水平有一些间接影响。

是否停滞于个体与组群之间的重大转变？

对于这些难题，我的疑问是我们是否停滞于个体与组群之间的重大转变？是否因为天择机制有故障而卡住？故障是否陷我们于紧张，造成个体和组群之间的冲突？这些个体与组群的冲突是否人类情况的重要部份？

一旦看到了名单，很容易开始诉说这样的故事，抛出事物的清单：工会与管理层有冲突，〔美国〕民主党和共和党对个人和社会影响构建政府政策的冲突；共产主义与资本主义对垒；我是否应该捐赠给慈善机构或把钱留给我的酒窖。在很多不同的背景中，这都可以发生。

大家扪心自问：若是我们正在经历转变，会发生什么事情？有些事情已经发生。完全群居性昆虫组群已经历这种转变，被生殖抑制所定义。若是生殖机会是由组群决定，不是个体，生活在这种状况可能是非常强烈的信号，表明已经完成了转变。此时此刻，人类还没有走到这一步。但肯定在某些情况下已经出现这种情况。中国的独生子女政策是迹象。环保运动的政治正确性，鼓励零人口增长，只生两个孩子成为常态。我们还没有转变，但肯定有信号我们是人在路途中。

这些是重大转变的标志。提醒大家：这是在遗传冲突和演化过程重大事件的讲座中提出的。

在大转变中，以往各自独立的事物融合为较大的整体，失去独立性。然后，这较大整体的各个单位专注于不同功能，实现了分工。这种分工必须稳定下来，然后在与其他类似单位的竞争中集成新单位和提高性能。组群需要这样的凝聚力整合，就要抑制以前独立单位的内部冲突，从而可以有效与其他类似组群竞争。通常在这过程中会出现新的信息传输系统。

这些事情在演化史已经发生四，五次：从原核生物转变成为真核生物，从单细胞真核生物转变成为多细胞生物，从多细胞生物转变成为家庭组群，从家庭组群转变成为昆虫社会；哺乳动物也有

转变，成为为非洲鼹鼠和矮猫鼬之类的东西。

人类的信息传输新系统是文化传播，连同语言。现在我们有平行的遗传信息传递和语言信息传递，但彼此可以有冲突。要看看这些想法是否有任何意义，就需要评估阶层选择。这导致个体和团体之间的冲突。我们需要看到会有什么的文化组群选择可能在发生，以选择凝聚力和提升组群的表现。我们需要看到有选择性等级的冲突如何产生和解决；这是组群凝聚力的根源。

这带来另一具争议主体：我们是否有部落社会的本能以及这可能是如何起源。这样说吧：把大家带到荒岛，一半是绿组，一半是蓝组，岛上土地划分两半。大约六小时内，两组会发展出绿组和蓝组的身份标识，并且开始为了竞争而组织起来。我认为人类自我组织是可以做到这样的快速。已经有实验证明。

整体假说是我们卡在转变中，很可能不能完成；部份解说是在我们目前的文明中，生物和文化的组群选择正在崩溃。以下细说分明。

阶层选择

以下是阶层选择 in hierarchical selection 的基本问题。大家要集中注意你需要关注的是单位之间变异的分布。如果种群变异大部分是在组群之内，而各组群彼此差别不大，组群选择就没有什么机会。如存于组群的种群变异是同质性，各个组群各自不同，组群选择就有更大机会。

选择的强度，部分取决于各单位从生至死的速度。如组群内的小单位做事非常迅速，而大单位做事很慢，选择会偏向个体，远离组群；反之亦然。然后看看每阶层的生殖成功和相关的性状变异。这是课程第一讲中有关天择的四个条件。

生物组群的选择一般不是有效，思考文化又是如何选择。这方面近年有很多论述，高端期刊如《自然 *Nature*》与《科学 *Science*》也有。可以看到社会规范是通过模仿而迅速蔓延。

如果新社会规范在一个组群出现，可以很快在组群传播，迅速让组群变得同质。这只是因为人类学得快，模仿他人，回应社会压力，例如政治正确。以上基本是描述「政治正确」的传播。

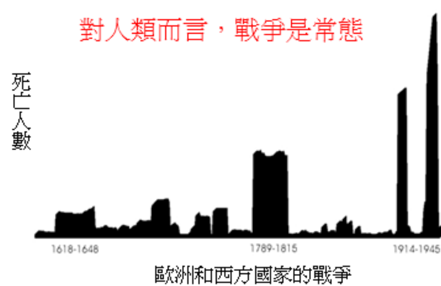
道德惩罚可以加速这蔓延，这是非常，非常强大的力量。道德或利他惩罚是这样的：某人违反了组群规范而被罚。某人不高兴，认为施罚者不识相，居然为些小事施罚，对施罚者还以颜色。施罚者为此付出代价。惩罚依然维持，力度足以迫使违规者服从组群规范。

在这个过程中，施罚者付出相当代价，但无论如何，违规者现在循规蹈矩，有利组群各人。但施罚者为此付出代价。如果选择了这些到处叫骂「不，不，不」的人，实际上是加速了社会规范的蔓延，并迅速在组群中成为常态。

文化组群的选择过程，部份是灭绝或衍生另一个组群。组群的文化灭绝不需要生物灭绝。罗马帝国征服高卢人，高卢人没有死光，只是停止使用母语（凯尔特语），开始讲拉丁语。

拉丁语在法国横向传播，改变了高卢人，不再是使用凯尔特语的半日耳曼社会。人们没有死去，但文化已死。当前例子可以想想西藏。孕育文化组群不需要生物孕育。罗马人在二千年前在法国孕育本身的文化。

很可怕的说明，但非常真实。恒古以来，地球某时某地总是有战争。不是每组群都时刻开战，但几乎不可能找到天下太平的一刻。



看看这幻灯片，算入中国就不得不重新计算 Y 轴，因为死亡人数大大增加。很难重建中亚或非洲的人口，但可以相当肯定能够制作类似的图形。看到这些历史片断，要记住人类认为本身是如何的温顺，那些黑猩猩是如何的具侵略性，以及类似的想法。

假设有另一物种在观察人类，就会认为人类是超屌大坏蛋[192]。我想过在生物学启蒙讲座应否说脏话？应否投下这语言炸弹？因为我要你记住，我用了这脏话。

还有一些其他的证据。特洛伊 Troy 和杰里科 Jericho 这两座历史古城[193]。杰里科发掘出有四十二层焚城的遗迹，我在土耳其伊斯坦布尔博物馆看到特洛伊发出来的地层，特洛伊战争是在第六层。特洛伊城被烧毁十五次。

看看我们伟大的神话，都是围绕着战争：古希腊诗人荷马的叙事史诗 *Iliad*，印度史诗《摩诃婆罗多 *Mahabharata*》， 德国史诗《尼伯龙根之歌 *Niebelungenlied*》。看看人类有一手的任何文明的历史，都涉及战争，所以有许多机会让致命的竞争测试组群的表现，大家切记战争是普遍存在的。

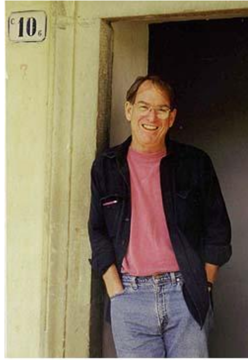
初民的组群基因组之间可能有足够的差异导致组群之间的致命竞争，终而导致利他主义和组群内部合作的演化。换句话说，我们必须联合起来，因为如果我们不相互配合，隔壁那些家伙会消灭我们。

以上理论模型有必要条件，即是组群内的生殖水平，这要靠小家庭以外分享食物，要靠一夫一妻制和其它合作方式。

---

[192] 原文是 B-A-M-F, bad-assed mother-fuckers.，不懂翻译。

[193] 译注：Troy 是古希腊时代小亚细亚西北部的城邦，现今在土耳其境内。Jericho 位于巴勒斯坦约旦河西岸，耶路撒冷以北。



我提到《自然 Nature》和《科学 Science》有发表这方面的文章。这是耶鲁大学毕业生 Sam Bowles。他的父亲是肯尼迪任内美国驻印度大使。Sam 是经济学家，颇为深信组群选择论；所以主流的演化生物学家对他的著作有一点儿怀疑。他很关心是否曾有一些条件，让短期私利、理性的自私达尔文模型（经济人），转变成为对社会较具同情心，更与人合作，至少在近身组群是这样。这是他关心的过程。

全球各地有巨大的文化差异


萨摩亚


丹麦


南非

若然有这回事，我们很想知道社会规范是如何在组群中固定下来，例如分享食物或一夫一妻制。文化是非常真实的。组群有文化传播，这是重要的，不同于生物遗传的传播，是真确的事实。全球各地有巨大的文化差异。Sam Bowles, Pete Richardson, Rob Boyd, Joe Henrich 和其他人等认为文化的组群选择可以解释社会规范的传播，从而促进组群凝聚力和表现。



人类传承出现了语言与文化传播，大概可能在五万至十万年前变得重要。

Ibn Khaldun 是伟大的穆斯林史学家，是当代的政治谋略家。他出生在西班牙南部，纵横当地和北非政坛，是开罗法律系的优秀教授。

当成吉思汗后裔帖木儿入侵叙利亚，Ibn Khaldun 参军，连同埃及的穆斯林军队保卫大马士革。大马士革围城时，他身处其中。因为他是这么有名，帖木儿要接见他。于是 Ibn Khaldun 坐在篮子，从大马士革的城墙吊下来，被带到帖木儿营地，并留下帖木儿的唯一文字描述。帖木儿本人是文盲。Ibn Khaldun 传奇一生，他悲惨的站在亚历山大市的防波堤，眼睁睁看着载着妻子和孩子从西班牙到来的船只沉没，妻儿都淹死。Ibn Khaldun 有丰富的政治和人生经验。

他这样说：「王朝权力是基于宗教宣传」，又声称阿拉伯人就是这样取得这些伟大胜利。阿拉伯人在 632 年开始征服邻国。征战在伊斯兰教创始人穆罕默德年代已开始，真至他去世后不久才有真正突破，征服了整个中东和非常迅速在北非传播。

在耶尔穆克 Yarmouk 之战，阿拉伯军队以三万人战胜对手十二万雄师；东罗马帝国 Heracleus 的四十万军队也败下阵来。Ibn Khaldun 宣称阿拉伯军队的文化势力是来自宗教宣传。

推荐各位阅读 Ibn Khaldun 的《历史绪论 *Muqaddimah*》，非常有趣的著作。早在社会科学真正成为西方学术的一个门派，他已经阐述人类生活的文化角色，以及政治、侵略和稳定的问题。

规范是如何在组群蔓延？像宣传这样的事物是如何在组群蔓延？在这方面，生物学也许为文化提供处理的方法。我们有多种学习的机制。其一是复制成功、主导和频繁的事物。

大家可能没有认真想到，但教育的整体要旨就是尽量让大家无需通过试验和错误来学习，不必重复犯上前几代人的错误，在二十一岁就达到通晓。怎么做得到？方法之一是教育。然而，这无法解释个人代价昂贵的规范得以传播，例如试图惩罚对方违反社会规范。

即使付出代价，也要惩罚对方违反组群规范。这是非常强大的力量，强大到足以克服生物遗传的倾向。这也足以说明为何有独身禁欲的修女和神父，为何出生率下降，为何有一些事物减少人一生的繁殖成功。

组群规范

组群规范从何而来？现在还不清楚。如果要撰写相关的论文，文献有三、四个模型是关于利他惩罚可能是如何演化，以及在什么条件下会变得稳定。要有相当强大的组群之间的冲突才会有这样的情况。为何会这样？为何有利他主义？



这是 Nathan Hale，他的个人适合度极度抵触美国革命军抵抗英军所需的社会凝聚力。他从耶鲁大学毕业，在纽约当老师，为美军当间谍，被抓住并被绞死。时年只有二十一岁，没有孩子。他的有名金句：「我唯一遗憾是报国只有一次。」他是英雄，社会达尔文主义疯子。就是这张力。

如何解决这样的冲突？其实有很多方法可以做到。课程已经提到其中一些。可以把个人的利害关系转变为组群的利害关系，无论个人在生活中得到什么，可以关连到组群做得更好时得到什么。

组群可能要面对生态的限制，外部风险的威胁会稳定组群内部的互动。可以与亲属合作和为此而牺牲，这只是简单的亲属选择。大家都知道这是如何做到。可以惩罚叛徒，惩罚对方违反社会规范，利他惩罚。

分工变得稳定，肯定会减少冲突，这确保鞋匠不抵触裁缝，彼此相互合作，各自生产他人所需的东西。双方都是双赢。可能有文化规范促进互惠，这是信任的基础，而信任是合作的基础。我逐一解释。

个体利益与共同利益

如何把个体的相关利益转变成为共同的相关利益？已经谈过其中之一：如何让成功随机化。基因有减数分裂。一旦建立机制，让基因组每一基因有相同概率进入下一代，这结构就让全部这些基因变得同质。减数分裂驱动违反这一点，减数分裂稳定这一点。

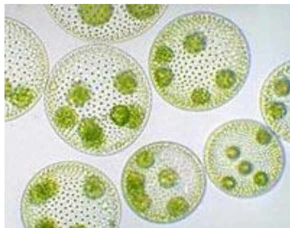
在文化层面，生殖成功可与一夫一妻制同质，因此中国有独生子女法律，可以与非亲属分享食物。如果组群内竞争是不是可行之计，那么改善表现的唯一路径就是整个组群改善表现。大家水涨船高。





组群面对生态限制的例子是猫鼬。猫鼬哨兵无私的搜索天敌和发出警报，大群猫鼬有较好的防卫和进攻。右图有多只猫鼬面对角眼镜蛇。多只比一只有更好机会应付。还有短尾鹰这些天敌在上空游弋，猫鼬掉队，很快就没命。

离开组群是非常危险，令个体更加愿意承担组群成员的代价。在这特殊物种，代价是只要女皇掌权，雌性成员不能随意生育。女皇不容许其他雌性生育，赶走怀孕的雌性。这是相当沉重的代价。不过，猫鼬加入组群，否则二十四小时内必死无疑。



个体可以和亲人合作，为对方而牺牲。多细胞生物体的结合很容易，因为它们全是源于一个单细胞的无性复制，彼此有 100%的关系。左图是多细胞藻类的分工：有生成叶绿素的细胞，有产生碳水化合物的细胞和真正繁殖组群的细胞。这是多细胞结构起源的模型。

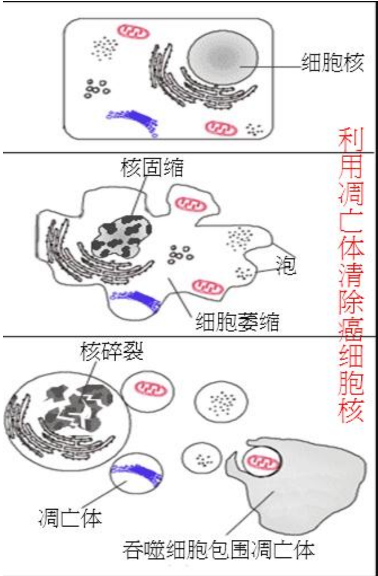


!Kung 族在非洲中部半定居

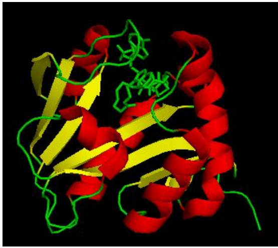


居住在亚马逊雨林的南美洲原居民 Yanomamo 族

从人类学研究得知许多狩猎采集组群大多是近亲。有许多有趣的不对称分析，而且一些有很大争议。我认为颇为安全的广泛推论是许多人类组群是近亲组成，所以可以见到一直有亲属选择，而且推动了合作，利他主义和牺牲。



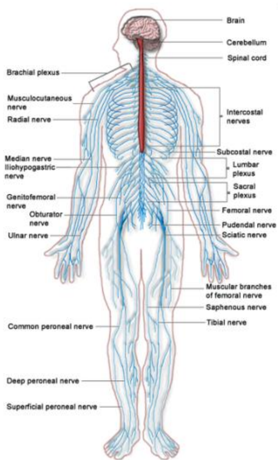
可以惩罚叛徒。例如多细胞生物通过凋亡体清除叛逃的癌细胞。免疫系统肯定有办法攻击和部分成功地控制癌细胞。社会组群可以惩罚违反社会规范的叛徒。以下以多个比喻讨论多细胞生物和人类的潜在崛起的文化层次融合。



分工可以稳定下来。生物学利用后成（后生）机制；令发育稳定和确保脑细胞长成脑细胞，肝细胞长成肝细胞，全靠后成讯息。在人类文化层面，历史给出一些方法令分工在文化中稳定下来：行会，阶级，种姓，职业，职务说明。



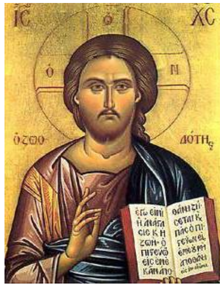
可以促进互惠。在演化生物学，二维表面比混合液体较为容易促进互惠；人类在二维表面与邻居对峙。这是 Martin Nowak 研究「合作的演化」的要点。在文化层面稳定互惠，是通过双赢的经济交易。交易双方都有好处，这就是做生意的基础。



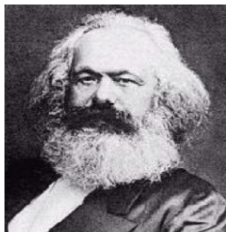
有很多方法解决或抑制冲突，但也存在一些问题。如要把冲突稳定在群组内，很可能需要领导者，在组群内指挥集体，以及基本上掌控外交政策，即是处理组群对外的关系。在多细胞生物，中枢神经系统是领导主角；在崛起的社会组群，领导是类似总统的人物。这领导人不是随机选择的，因而有一些问题。组群需要领导人。对权威臣服这种心理倾向，容许有强大，没有亲属关系的领导人出现。相信爸爸或叔叔，没有问题。问题是为何人类在组群中实际上信任没有亲属关系的某人领导他们？换句话说，这超越了亲缘选择模型。

世界各地大多数人只希望自己做自己的事，与其他组群互动这些繁复事务交给领导者，尤其对外关系是具侵略性。但这是双刃剑。向权威臣服可能是文化可以着力的人类社会本能，可以让自私的领导人利用大众为所欲为。自私的领导人可能入侵他国。一定要严加控制当权的领导者，美国宪法就是这样一回事。

能够迫使领导人追求公共利益的组群，会具有竞争优势，因为组群有内部凝聚力。如一个又一个领导人贪污，离弃公共利益，社会失去互惠和信任，最终情况将类似现今的津巴布韦，刚果，苏丹等失败国家。舍弃公共利益必然创造失败国家。自私的领导人有动机舍弃公共利益。



历史上有一些很理想主义的人，尝试鼓吹我们应为组群利益而尽力。Borgia 家族入侵基督教教会，十四和十五世纪时意大利贪污严重，Borgia 家族领地占了意大利北部约三分之一。



马克思有很多说法类似基督的训喻，试图描绘一个理想的世界，人们共享财产，真正的合作，并互相帮助。马克思的理想被共产党当权者颠覆；一次又一次，自私的突变体入侵了组群。



1789 年爆发法国大革命。自由、平等、博爱，是非常理想的主义，推翻自私的贵族，从头建造更平等的新社会。但这理想很快被这家伙舍弃。



拿破仑的历史血帐，我认为他损兵折将约二千万至二千五百万。一个非常生动的描述：拿破仑的军队波澜壮阔前往莫斯科，回来时只是小溪流水。



领导人离弃公共利益是问题。想到这一点，想到臣服，爱国，同情，信任；这些情感从何而来？内疚从何而来？为何感到尴尬？能否设想成年的雄性灰熊会感到尴尬？万万不可能。只要有机会，灰熊会吃掉所有婴儿。雄性狮子一样。我忍住不批评教会人士。

为何对离弃公众利益的人感到愤怒？为何要惩罚叛徒？我们对叛徒非常敏感，对欺骗我们的人非常，非常敏感。为何想报复？这往往是恶意，弄巧成拙的事情。为何我们有循规蹈矩的冲动？这方面有很多优秀的心理学研究。对于循规蹈矩，我们有可怕的冲动。

Richardson 与 Boyd 提出了部落社会本能假说，试图解释这些事情。他们声称基本上是基因文化共同演化，在基因建立了社会命令，基因利用激素；激素创造情绪，操纵我们的表现型，而这些情绪是文化可以利用的生物着力点。

组群规范影响个体

可以断言我们的头脑不是白纸一张。我们进入世界时，部分程式已经编程，一些编程是为了社会的相互作用。这是大胆的声言，但有一些证据。

Joe Henrich 是 Rob Boyd 的博士学生。师徒俩以及 Pete Richardson，Sam Bowles 和其他人得到 MacArthur 基金会资助；十五位人类学家去到十五种不同文化，进行同样的「最后通牒博弈」游戏实验。

最后通牒博弈是这样的。我手上有一笔不大不少的钱，足以让参加者动心，比方有一千美金。对参加者的指示：「你和对手分了这笔钱，由你提出分钱的方式。如对手接受，就依你的建议分钱。如果对方拒绝，你们两人一无所得。」

如参加者是经济人，自私的达尔文模型，会提出只给对手一美元，假设对方认为平白得到一美元总比一无所有好得多。如对手说：「这完全不公平。我不接受。去你的。」两人一无所得。

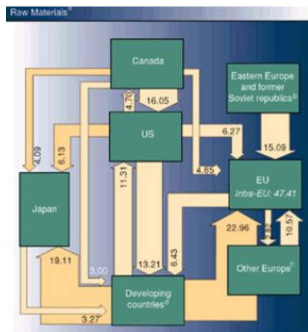
所有参与测试的文化都拒绝完全的自私，每个人都要求某种程度的公平，最糟的情况是 800-200，只分给对手 200 美元。不同文化容忍多少自私，各有不同；自私的实际数额实际上是关系到文化的凝聚力。

要求最多的，例如拒绝 500 美元，只接受 600 美元，是印尼 Lamalera 村的捕鲸人。他们与没有亲缘关系的人同坐小船出海捕鲸，这是危险的行当，彼此依赖对方。因此，没有亲缘关系的人都会合作。他们要求最大的公平。只要求 20%的是秘鲁丛林的美洲土著，他们是散落的单户游牧组群，很少社会交流和经济生活，所以愿意接受 20%，这是最低的要求。

因此看来，生物学对社会情绪是重要的，文化是有影响。生物学提出原则，文化设置参数。这有点像 Chomsky 想到的语言方式。

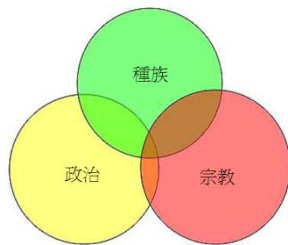
看来我们展示了很多组群适应的表征，可能选择这些表征的机制是合理的；但是没有得到大力支

持。我们是否融合成为组群身份，还是继续因为私人利益和所属组群利益而左右为难？



人类从狩猎采集过渡至农业定居，组群成员的亲缘关系下降，组群规模增大，平均接触不再是亲属，而是与非亲非故接触。农业之前没有城市。

人们开始从事大规模经济交易，同时加强和削弱文化组群选择。组群内的交易促进组群凝聚力，组群之间的交易削弱组群的边界。图片是多年前的全球贸易数据，箭形宽度是交易数量，很清楚表明全球经济一体化，当前的经济危机也是同样的表达。全球化强烈削弱组群边界。



我们现在的组群身份是多方面的。在以往，狩猎采集组群或是中世纪的行会；成员的种族、政治和宗教几乎重迭。但现在人们同一时间可能属于身份的不同层面。可以是黑人+天主教+民主党人，也可以是黑人+穆斯林+共和党人。

以前这是不可能的。这些旧东西正在崩解。文化组群选择的力量在减弱，因为这些身份没有加起来向同一方向推进，而是推向不同方向。

基本上是经济心理学和政治学组成的演化社会科学，指出我们停留在个体与组群之间的转变。这说法有相当多的支持。转变停滞不前让人们陷于紧张情况。

但这些结论是有合理可信的论据支持，而要有证据这些可信性的论据才可以达致一致性的水平。一致性是薄弱的逻辑标准。有很多事物是一致，但不一定是真实。更难以证明的是必要性和充分性。基本上要做到这一点，就必须把社会科学改造成为自然科学，有试验示范和接纳证据的相同标准。

这是长期的大项目，并不容易。最后提醒大家学术界并不完全接受「我们滞留在重大转变」的概念。我认为这概念与我所知的证据一致，但我不认为证据充分。当我脱下科学家和教师的帽子，独自在深夜静静思考这问题，我的直觉认为这可能是真实的。

第二十三讲：科学的逻辑

今天讨论科学的逻辑。讲座安排在课程这部份是有原因的。各位开始要认真考虑论文写作，在未来几星期，各位要判断阅读文献中的科学有多好。

我希望各位想想：什么是科学，什么不是科学，什么是好科学，什么是伪科学？让你开始开发自己的标准。这些都是数百年来很多聪明人思考的问题，这个上午只谈到几个重点。

什么是科学？

科学基本上是对认识论这样的大问题所提出的文化答案，这就是「我们如何能够知道什么？」我们如何知道有物质现实？在西方传统，这个问题可以追溯到柏拉图和亚里士多德；在其他主要文化传统，这些问题都曾有争论。公元前三世纪，中国的庄子针对这问题有一个有趣的幽默故事。基本上，看看文化的不同部分如何影响社会，这就是科学的作用：就现实的本质，试图向文化涵盖的每一个人发出某种客观信息。

谈论这个问题，我基本上假设你对这些问题有基本认识。如果你要赶上这要求，可以用一个月研读罗素有趣和翔实的《西方哲学史 *History of Western Philosophy*》。

我假设你知道休谟 David Hume 曾表明，推论不是必然无误地导向真理。这是有趣的观点，我想很多现代哲学家在一定程度上可能会不同意。基本上，Hume 争论我们如何知道明天早上太阳从东方升起？事实上，只是有很长一段时间，太阳每天从东方升起，这不能保证明天也是如此。我们需要知道别的东西，以确信太阳明天早上会在东方升起。

事实上，我们找到了。现在有宇宙模型显示地球自转和行星环绕太阳这类的东西。这是理论。这是宇宙的模型，有广泛验证和观察，只有疯子才会否定其真实性。这不同于脑海没有宇宙模型，只是呆坐观天，看着每天早晨太阳升起，只有积累观察的经验。基本上，Hume 指出只是积累观察的经验不会必然导向真理，观察的所得可能有其他解释。没有不同解释的竞赛，我们无从知道太阳在早晨会出现。

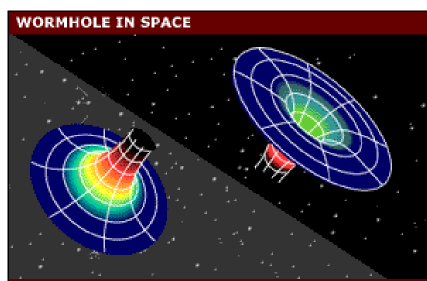
顺带一提，这问题类似 DNA 遗传密码这些事物，有点儿接近本课程的主题。1945 年时，Avery 实验不是完全清楚 DNA 是遗传物质。即使 Watson 和 Crick 在 1953 年发现 DNA 的结构，仍有人认为 DNA 可能不是遗传密码，可能是一些蛋白质含有遗传密码。要有不同方案的竞赛，有关键实验，然后积累证据；到了某一地步，只有疯子才否认 DNA 是遗传分子，有特定的三连体密码等等。

这显示一项假说如何经得起不同方案竞赛的考验，成为大家公认的真理。可以设想有人提出一些观察，说服我们至少在某些情况下 DNA 不是遗传密码。但广义来说，不同方案竞赛，通过试验

示范，导致一些科学上可以接受为真理的事物。以上的讨论，是这些关于现实结构的理论是通过意念竞赛中一次又一次实证试验，大家最终接受最后剩下的意念。

科学家大致上是这样思考的。他们认为有物质现实，认为可以发现物质现实的本质。不是每个人都同意这一点，我们可能最终同意我们已经发现的事物，前沿科学对现实的本质有很多分歧意见；不同方案竞赛就是关乎这要点。可以说科学只是限于目前科技，技术和投资可以得到有关物质世界的知识，也只是限于我们可以同意的事物，要取得大家同意可能需要一些时间。

不是全部物质自然都取可以取用。例如，在发明可以检测海床磁场方向的传感器之前，我们未能取得板块构造的证据。传感器是在二次世界大战时发明，但实际上大多数证据是在 1950 和 60 年代积累。在发明高通量 DNA 测序技术之前，我们没有办法进入生命树的深层结构。



这些科技进步打开了事物大门，我们才找到答案。目前，我们没有科技来决定弦理论是否最好的方法来检视物资的非常精细结构，是否可能有时间旅行，或是太空时间有虫孔[194]等等；我们没有足够的科技让我们去到这些意念要去的地方。这一切依赖科技的当前状况。

人们通过辩论各种方案，可以商定彼此同意的部分知识，就是我们所谓的科学，这意味着别人可以复制你的说法。说法必须清楚描述，他人才可以复制。如文章未能说清楚作者做了什么，那他是没有做好工作。作者必须写清楚才能完成这部分的逻辑。

30 年前，我遇上最有趣的案例。我被邀请到斯堪的纳维亚半岛，因为当地大学没有人可以教授现代的行为生态学。他们迷上了这门新课程，比较形态学专家等等的教授愿意让自己的学生学习这门新兴学科，学生完全靠阅读科学文献自学。期刊文章翔实描述这门学科，让他们自学成为行为生态学的世界级专家。斯堪的纳维亚行为生态学研究院 Scandinavian School of Behavioral Ecology 已经成这领域的主导力量。

他们做到了，不是因为有教授的指导，而是因为人们可以写出好文章。我很热衷人们要学习有效的写作，这是原因之一，因为好文章可以真正实现文化转播。我想我说够了。（译注：参阅 Shapin〈泵浦与旁证：Robert Boyle 的文学技术, 1984〉）

那么，人们是如何同意的？这有一些问题。我会略略谈到多项工作假说法，谈到证伪，谈到强推论，谈到科学革命，以及究竟哲学家是否比科学家更理解这回事的问题，我会提及意念从何而来；我已经给出多点提示，帮助各位撰写论文。

[194] http://news.bbc.co.uk/olmedia/710000/images/_710812_worm_hole_inf3_300.gif

我只能蜻蜓点水，不能涵盖科学哲学的全部要点。提出几个高点，希望刺激你思考这些事情，或许多阅读一些。讨论这主题有很多不同方法，我选择了生物学家最关注的问题，所以讨论内容不是随意而为。好了，先说让我们回到 T.C. Chamberlain。

多项工作假说法

T.C. Chamberlain 是美国地质学会会长，他发表了精彩的报告，已重印多次。（译注：参阅〈多项工作假說法〉中译本。）这是本星期的指定阅读。他指出我们爱上了自己的想法，因此我们有偏见；当我们检视数据的模式时，有倾向挑出支持我们见解的部分，舍弃不支持我们见解的部分。若是你对客观现实有兴趣，这是坏事。

如何保护自己免陷此害？他认为最好的方法是提出一套多项，彼此不同的工作假说，然后衡量支持和反对各项假说的证据。这种方法保护我们不会溺爱本身的想法。

有时，几项假说都可能是正确的，在这情况假设不是相互排斥，实际上在同一时间都可以成立。这说法有时是真的，有时是错的。谈论特定的分子结构，这说法是错的。一般只有一个分子结构。技术差劲，才会有几个方案；技术精湛，只有一个答案。但经常有几种不同的选择压力导致同样的结果。大家已经看到有性生殖的选择。雌性选择雄性，可能是为了他的优良基因，或是他有大量资源，或是他有性感儿子。事实上，这些都可能在同一时间成立。

事实上，对自己的想法人总是有自私的偏见，要做到客观，一个办法是尽量有系统地证明假说是错误的。试图推翻假说，而不是确认；要是假说极为顽固，不能推翻，没有消失，那么也许假说是正确的。

这是 Karl Popper **证伪**标准的背后想法。Popper 是科学哲学家，非常有影响力，维也纳学派的成员，这学派还有 Wittgenstein, Carnap 和其他人。这些人强烈辩论如何理顺在后量子力学的世界中有意义地发现现实。随着二十世纪发现量子力学和相对论的理论，知识的基础变得很不确定。

二、三百年前，人们以为牛顿已想通了这一切，然后从 1880 至 1910 年，Michelson-Morley 实验和类似事情证明光速是宇宙恒数，爱因斯坦的狭义相对论是唯一可以理解光速的方法。

后来从光电效应和其他东西发现了量子力学，让人们认识到科学可能顺利巡航几百年，大家认为它是正确的，然后发现这是错误的。这令我们质疑是否可能再次发生？是否可能在我们没有预期的地方发生？我们如何面对这一切？

答案之一是 Popper 的证伪标准。他指出我们永远不能真正证明经验说法是正确的，因为总有其他可能的替代方案。我们可能不知道这些替代方案，这是我们没有想象力，这不是逻辑的失败。但是我们可以证明事物是虚假的。Popper 称这是科学与数学的区别。你可以证明数学定理，你

不能证明科学的观察。真正的证明是在任何时候，任何地方都是正确的。

可能你心存疑虑，宇宙万有引力，DNA 是遗传密码和类似我们知道的科学事物不就是正确真实的吗？我的说法是科学与数学的区别在于数学是 100%肯定，科学是尽力接近 100%的极限，99.99%或甚至更接近。数学只是逻辑上正确，科学是关乎经验实证。

由于这个原因，Popper 建议，「**证伪 falsifiability**」区分科学与非科学。如原则上可以证明事物是虚假的，如果可以想象某些观察能够证明事物是虚假的，这是「科学」的范畴。若是你无法想象有什么观察可以证明事物是虚假的，这是「非科学」的范畴。Popper 就是这样区分科学与宗教。

我的个人感受是我们信任一些屡经强力考验，依然屹立不倒的想法。对我来说，这是判断人们是否研究自然科学的最佳标准。自然科学不是要确认观点，而是尽可能批判，出尽法宝都不能推翻。

强推论

化学家 Platt 或多或少身体力行；这星期要求大家阅读他的文章〈强推论〉（参阅中译本）。Platt 是走进生物学的物理化学家，他问自己「为什么某些领域的进展比别的快？」他自问自答：「噢，其实我们都知道。他们有好方法，就是所谓的强推论。」

Chamberlain 制定替代假说。Popper 设计实验来排除假说。实验做得好，别人不可以跟你争论，然后重复程序。Platt 说，取得进展的人们做到这一点，没有取得进展的人不这样做。

分子生物学创始人之一 Leo Szilard 对此的评论曾在函件中引用，他认为酶是如何引起，蛋白质如何合成，抗体如何形成这些问题可以做实验，可以很快完成，只需要做几个实验。因此，实际上如聪明人只是处理这个问题，很快就可以解决。野心勃勃的年轻科学家添上一句：「基本上这是老问题：实验可以如何的小规模和优雅？」显微镜学家通常参与测试替代方案，这位描述式科学家说：「各位，离题了。这是科学的哲学，不是我们实际做的事。」Szilard 反驳：「我不是与三流科学家吵架，我是与一流科学家吵架。」稍后有位仁兄喃喃自语：「我应否自杀？」所以，你看人们为此掀起轩然大波，外面世界有一些颇为自大的人。

那么，这如何用得着？我见过的最佳示范是 Tom Pollard 的讲座，他描述他是如何想出细胞移动，细胞移动如何利用肌动蛋白纤维；这是强推论的杰作，无懈可击。

那方面做得最好？有什么单一机制，什么结构？强推论在这种情况的效果真的很好。若是有几个不同的正确答案，有多重因果关系，强推论不会发挥得好。分子和细胞生物学属于前者，生态学和演化学属于后者；自然学科属于前者，社会科学属于后者。但强推论是很好的理念，很好的起点。定出好标准，看看可以朝着标准走多远是好事。

举例来说，基因在环境中相互作用造成表现型。导致心脏病，不仅仅是基因，也不仅仅是环境。可以利用实验和假说来了解这些相互作，显然这是我们想知道的要点。但是看看心脏病的所有成因，至少有五、六个，而且彼此互动。有人死于心脏病发作，往往很难说是什么原因导致病人死于心脏病发作。

在天文学，地质学，古生物学或分类学这些领域，强推论实际上无计可施。在这些领域不能做实验，只可以观测，所得的精确结果令人信服。强推论不能涵盖这些描述性科学。

我所知最极端例子是这个。量子色动力学预测精细结构常数，得数是定点后很多很多小数位，预测的精密程度类似华盛顿和三藩市之间距离，准确度近乎纸巾的直径。如果理论的定量预测是如此精确，就无需一些容易出错的实验来验证。只需衡量那些精细结构常数，如得数是有这许多小数位，可以认定这理论捕捉了现实的一些重要本质，值得注意。

没有实验证明，但大家都接受了大陆漂移和宇宙大爆炸。感谢上天研究宇宙大爆炸不用做实验。若是进行实验，将会是多么令人兴奋。大家可能要考虑，如强推论是优秀的科学范式，那么为何我们现在乐于接受大陆正在漂移和以前曾发生大爆炸的观念？

有这样的解释：理论作出了一系列预测，许多预测得到观察所得的证实；不是通过实验，只是观察。如考虑其他替代理论，譬如七大洲在地球上的位置，或是宇宙的残余辐射，或类似的东西，会发现替代理论的解释不是那么令人满意。

革命科学

在科学上现在还有一种可能性，那就是革命科学这个浪漫范式。Thomas Kuhn 的 1962 著作《科学革命的结构 *The Structure of Scientific Revolutions*》是精彩的哲学修辞文本。

Kuhn 一直是物理学家，后来研究科学史。他是哈佛大学的初级院士，他以天文学的两个概念说明科学的革命。文艺复兴时代之前，古人认为地球是宇宙中心，其他星球都环绕地球运行。这学说称为地心说（或称天动说）。古希腊的托勒密 Claudius Ptolemy 将地心说模型发展完善，所以又称为 Ptolemy 宇宙模型。文艺复兴时代，哥白尼 Copernicus 提出「日心说」：地球环绕太阳公转。其后，Galileo 伽利略和后人制作宇宙模型，指出地球是绕着不起眼星球旋转的小星球，处于一个星系的边缘，而这只是亿计星系的一个。

Kuhn 形容这种改变世界的看法为科学革命，是范式转变，改变了我们看世界的整体方式。还有其他的革命，例如牛顿、爱因斯坦、板块构造。

范式转变可能是十分深刻，在鸿沟两边的人们无法沟通。这一方知道大陆板块在移动，如对方没有这样的地质知识，双方根本不能有意义的交谈，因为看世界的方法有了极为深刻的改变。

如果这确实是真的，那就要等老一辈死去，新一代才可以接受新见识。年轻的革命家会面对老一代很多阻力；年轻人的慰藉是「我们比他们活得长久。」

我认为这是有趣的问题，像达尔文这样的人其实是革命家。没有谁比他曾如此深刻地改变了我们思考人类状况。

但达尔文不想成为革命家，他想成为英国上层中产阶级，与人和谐共处。他是保守派，希望被建制派认可，所以他巧用心思，试图让自己被接纳。

古尔德 Steve Jay Gould 不是真正的革命家，但他希望人们承认他是革命家。回头看看 1965 年，当时他是哥伦比亚大学的研究生，曾记述他与 Kuhn 认识的经过，深受革命科学是伟大科学这想法所诱惑，希望成为其中一员。毫无疑问，Gould 有重要的想法，但想包装成为范式转变，深刻改变人们如何看世界。他是过火了，言过其实。人们对他有微言，因为他发表一些没法真正得到支持的说法。我认为这确实不幸，因为他有一些重要的意见，只是推销过火。

作为革命性的科学家，是否值得担心？对于我们目前是否作出有影响的贡献，我想大家都必须保持谦虚。历史决定一切。在我们死后历史会咀嚼我们的贡献。只有历史可以识别重大的科学进步。即使拿到了诺贝尔奖，正在经历这一切的一代人很难确定这些贡献是真正的根本，因为这需要角度和时间。如身在现场并纠缠其中，自己评估本身的贡献是不可靠。回到 Chamberlain，我们都喜欢本身的想法，所以都倾向认为我们正在做大事。这不必然是真实的，要留待历史评价。

因此，导致改变的最好办法，是把目前的事态尽力向前推。目前的科学现况，Kuhn 可能形容为枯燥的常规科学，要尽力向前推到极限，看看在那些地方崩溃；从长远来看，这可能是最有效方法真正造成重大的科学进步。

以 Michelson-Morley 实验为例，实验只是测量地球环绕太阳公转和向其他方向运动时的光速，他们发现两个方向的光速是一样的，即使地球公转速度是每小时几十万英里。这是很好的例子，造成了危机。生物学史没有还有很多实验有这样的影响，但也有一些。1945 年的 Avery 实验确定 DNA 是细菌的遗传物质。还有其他的。

若是试图革命，又力有不逮，最终不胜负荷，趋于崩溃。Kuhn 对此有严厉批评。在 Kuhn 的文章，「范式 paradigm」有七、八十项意思。是否要担心科学革命，是否值得努力成为革命科学家，我认为是要认真讨论的问题。

后现代主义又如何？后现代主义有不同定义，我觉得有一些很有意思，值得一读。人们谈到后现代，通常想到文学批评和哲学的法国学派，想到 Jacques Derrida，Lacan 和福柯 Foucault。他们有见识，我认为有教养的都应该学习这些智力装备。

我特别欣赏福柯。福柯讨论的事情很有趣，例如疯狂的定义是否目前社会权力结构的功能？我认为这是有趣的问题，我认为在一定的程度上，这是有一些历史证据。我认为这关乎一些重要的问题，较多是关乎社会科学的文学批评，而不是自然科学。

但是这门派的学者决定把这文学观念的装备用于自然科学。他们针对 Kuhn，因为如果能够证明科学包含一系列的革命性范式转移，这意味着科学较多是社会建构，较少是经验验证。因此，范式像是在一个时期的集体歇斯底里，下一个范式是另一个时期的集体歇斯底里，没有什么事发生，只是人们彼此倾向同意现实的本质，但后来他们改变了主意。

大部份科学实际上不是根据 Kuhn 的科学革命模式前进，而是积累屡经测试的假说，大多数是远小于范例，碎步前行。因此，科学革命不是建立于 Kuhn 描述的哥白尼革命。科学也曾成功描述自然事实，并没有随着科学进步而改变。

搁心自问：在何种意义上，牛顿在爱因斯坦之后依然正确？嗯，他是正确的，足以让人去到月球。不需要爱因斯坦那样正确人才可以登月。我认为，在这种比例规模，只是偏离了几米或几秒，而不是几公里等等。

在重新发现孟德尔 Mendel 的遗传传播定律之后，达尔文在那些方面依然是正确？2009 年是达尔文诞辰二百周年，大家热烈庆祝。在一些非常重要的论点，达尔文显然是正确的，有一些论点他是错的。科学后来区分了错与对。

要点是当自然科学界着力于当前任务，专注于重要问题，实际上可以告知现实事物的本质，这不是处理一次又一次的集体歇斯底里这样的东西。

话虽如此，有些温和的后现代主义者说：「是的，但这些被测试的问题会因为社会和政治背景而有偏差。」我认为这有一些道理。如科学是由女性主导，她们测试的问题是不同于男性主导；我认为这有一些道理。我也认为由马克思主义者主导，他们测试的问题会不同于资本家主导。

但我认为，客观权衡替代方案将导致所有这些不同的传统最终到达同一点。由于大自然不理会是男是女，是马克思主义或资本主义；大自然只会给出答案。

我们能够同意科学是知识共享，这并不意味科学是一种社会建构，科学经由社会互动的人类积累，这并不意味科学是随意的。科学在进步，不断扩大我们可以同意的现实部分；最终，现实是经过这么多的方法审核而汇聚一起，任何独立的知识传统终将汇聚于实际的现实。

以佛教传统或基督传统或任何传统启动这进程并不重要，最终命运都是物理学的量子色动力学，最终命运都是细胞生物学和演化生物学。

科学哲学家在争论科学家实际做了什么，什么是最好的方式；我认为这很有趣，但科学家从中要记取：我们都可以批评我们提出的假说，相关的测试要站得住脚，以及我们能够同意那些站住脚的假说。

如果我们都同意彼此以文明态度批评对方，坚持只接受建设性批评，同意只会提出建设性批评，因为我们希望有替代方案，知道这是准确描述现实的唯一方法，那么我们可以做到好科学。我不认为我们有比以上协议更好的哲学说法。

要成为科学哲学家，可以天花乱坠；这是另一个问题，另一个领域。但正在工作的科学家至少要认识到有这样的东情发生。

以下是西方哲学的两分钟速成课。开始时，哲学的本质就是我们现在一般教育，一般学习。然后有部分成熟了，其重要因素已无需辩论，所以自成一系。

首先自成一系的是数学，然后是物理学。约在公元前二世纪，数学分裂出去。大约在伽利略和牛顿之间的时期，物理学分裂出去。天文学很快追随。十八世纪有了 Lavoisier 等人，化学分拆了。然后在十九世纪地质学和生物学成为特殊学科。

余下的知识领域，我们称之为哲学，以前是全包的。哲学基本上是一些非常有趣，但我们仍然不是很明确的议题。

既然如此，科学家基本上已经同意如何进行，又应否接受哲学家的意见？哲学家往往彼此不同意他们谈论的主题。我认为科学家不应该接受哲学家的简单处方，尤其是他们没有浸淫于科学，但科学家应该聆听这些门外汉的观点和理由，不应嗤之以鼻，哲学家往往是非常聪明，提出好点子，但可能没有足够的实践经验以了解他们的观点有什么区别。

创造力

我想提到的最后一点是创造力。意念从何而来？毕竟我一直谈论科学是替代方案的比试；有了替代模式，替代假说，让它们比试，这是我们可以使用来尝试认识现实的工具。

研究意念从何而来，我所知道的最成功的例子是 Jacques Hadamard 的《数学领域的发明心理学 *The Psychology of invention in the Mathematical Field*》。他是伟大法国数学家和物理学家 Henri Poincaré 的弟子。Hadamard 的个人研究议题是数论，想了解质数在实线的分布。

但他也迷上了人们如何得到这些伟大的意念？毕竟，他已师从 Poincaré，知之甚深，当时爱因斯坦也在形成他的想法。于是他访问了 Poincaré 和爱因斯坦，写下了他的发现。这本书是采访而成

的历史。

Poincaré 忆述他当时在研究二次形式的深奥数学问题，但并无寸进，极为沮丧，于是放在一边。两个月后，他在巴黎登上公车，脑海中突然浮现解决方案。他说：「我坐下来，只是做一些笔记。我知道回家后能够写出整个方案。」

这几乎就像 Coleridge 在 1797 年做梦，醒来挥笔直书〈*忽必烈 Kubla Khan*〉，可惜被邻居敲门打断了思潮，未能完成整篇诗作。Poincaré 非常肯定他能够回忆写下整件事情，他做到了，回家写下他的二次形式文章。Kekulé 作梦蛇反咬自己的尾巴。爱因斯坦也有描述类似的事情，令他想到狭义相对论。

事情的次序似乎是这样的：有一段时期努力研究，强迫自己走向极限，试图找出解决难题的方法。然后一觉醒来，或是两个月后，脑海开始有些想法，连结相关事物，这试试，那试试，但总是被日常的混乱与喧嚣干扰。现在有 iPhone，微博，有很多杂乱和喧嚣，我在说话时各位可能在上网。重点是如果可以简单地把所有东西放在一起，集中精力把事物连系，让潜意识发挥作用，点子会惊奇地出现。我们比我们以为的更有创意。

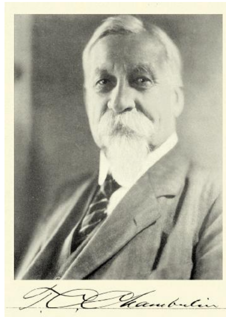
不是任何人都有这些事情，只会发生在那些自己努力，做好准备那些人。整体来看，关于世界如何运作的创意新想法，可以来无影。在科学假说的比试，新意念可以来自任何地方，但往往只有努力研究事物的人才想得到，他们有原材料。

顺带一提，年轻人的头脑经常浮现这些原材料。在数学和物理学，这些年轻人往往是 20 至 30 岁；生物学是 30 至 40 岁。不同课题要求更多的背景准备。这些意念经过严格测试，去芜存菁的成为我们所谓的科学。

最后一句：什么是重要，什么是不重要？如果改变了我们的世界观一大块，这是重要；如果只改变一小块，不是那么重要。越重要的意念，越多改变人们思考现实的本质。

下一课谈论生态，余下的课程是关于生态和行为。

原文：The Method of Multiple Working Hypotheses by T. C. Chamberlin, 1897



多项工作假说法

这方法可避免像父母溺爱某一喜好理論。

因为研究方法是这一节的主题，我诚惶诚恐选择了「多项工作假說法」在研究、教学和市民生活关系的应用作为主题。

学习有兩个基础门派。一派是试图紧贴追随前人的道路，或是记下前人的研究成果，这只是二手、模仿、或拿来的学习。另一派是原始或创造的学习，在发掘新的真理，或重新组合真理，或个别总合真理时，要求独立或至少是单独思考。无论仅是思考前人的思想，都要尽力独立或单独思考。这学习的习惯不要求学习的题目材料是崭新的，但思考过程和结果必须是个别和独立，不是仅仅依循前人的思路，最终只有预定的结果。欧几里德问题（几何学）正好说明前一派的方向；第二派的方向是在已知和旧有的范畴内，用本身的方法或明显是本身的想法来说明同一议题。

创造性学习最适用于在于那些部分是已知，然而仍有更多是未知的学问，例如我们这些博物学者开发的领域；我们的目标是改善学习的创造阶段的方法，虽然不是全都如此。

有三种思维方法取自迄今历史过程的三个阶段，或许未能审慎预测未來的可能演化。很自然的，目前我们提出的方法似乎是有可能达成的。这三种方式可称之为：首先是主导理論 Ruling Theory。其次是工作假說法 Method of Working Hypotheses，其三是多项工作假說法 Method of Multiple Working Hypotheses。

在智力发展的早期阶段，知識領域頗为有限，往往由单独个人掌握。被公认为智者或亟欲追求这美誉的个人，觉得要成为万事通或是人家认为是万事通，才算名副其实。人们也期望智者和学者能够解释任何新出现的事物。因此，一方面是个人的尊严和野心，另一方面是众人的期望，合而为一的假设是智者无所不晓，聪明敏锐可以解释任何新事物。这种倾向一直繁衍到现代，成为知識的偏向，虽然已经放弃所谓知识万万通的矫情造作。一如早期的情况，依然有一些人的习惯是匆匆忙忙解释新生事物。聪明敏锐的智者，首要责任是走到前线火速解释。解释事物本身是值得称赞，但在严谨研究之前就放炮是要不得的行为。要解答「为何如此？」这些问题在稍后阶段值

得推荐，但之前先要找出这是什么。先要有完整的事实，然后才是解释。

未成熟的理論

仓促解释的习惯，导致暂时性理論快速发展。在保持自我一致的冲动下，对某些事物提出的解释，必然用于解释类似的新事物，很快就发展出一套通論來解释类似原先事物的一大堆事物。这套原先仓促而得的通論可能不堪仔细推敲。这通论有一段时间坦诚自认只是暂定。然而人们的思维被暂时性精神和略为坦率的想法蒙骗，以为满足了道德责任，自欺欺人以为这是谨慎公平地朝向最后真理。这未能察觉到如观念和调查只是局部，无论有多少暂家理論都不能视为最终的信念。要满足道德责任，不是因为结論来得迟缓，而是要完整、全面与不偏不倚的调查。

就是在初步阶段，装腔作势发挥了蒙弊的影响。有言道：爱情是盲目的，个人领域有这样的情况，知识领域也有同样的情况。对知识的感情固然是刺激，也是奖励，但智力过程势必陷于不义。一旦有人对事物现象提出看来满意的解释，一旦他的智力子女出生，以及随着解释成长为定论，对智力子女的感情越来越深，因此虽然他视之为暂定，这仍然是亲切的暂定，不是没有偏私的暂定。因此，一旦脑海充满这样的父母感情，很快就采纳了理论，不自觉的选择和放大符合和支持理论的事物，以及不自觉的忽视不符合的事物。对那些符合理论范围的事物，沾沾自喜；对那些似乎不符合理论的事物，淡然处之。心有偏好，所以本能上特别搜寻支持的事物，同时也下意识地利用理论迫使事实符合理论。当这些偏颇的倾向固定下来，脑袋很快退化到偏心的家长式作风。搜寻，观察和解释事物，主导的是对青睐理论的感情，直至作者或倡议者认定这已是无可置疑。理论然后迅速上升到主导地位，指挥和控制着调查，观察和解释。被溺爱的孩子很快长大成为主人，任意指导其作者。就这主题而言，这脑袋之后的历史只会是主导概念越来越主导。

简单总结，演化是这样的：未成熟的解释转化为暂定理論，再成为被采用的理論，然后成为主导理論。

到了最后阶段，除非理论刚好是正确的，不然所有最好结果的希望都消失了。肯定的是，被错误主导观念主导的研究者也可能找到真理，他的错误也许促进他人的研究，但情况实在令人遗憾。这本应是簸谷过程，但灰尘与糠壳与谷粒混在一起

主控理論徘徊不去

如上所谈，主导理論在研究初期占重要地位，是幼稚心智倾向的表达，但在这情况中应用在较高层次的活动。因为在发育初期，情感的比例是高于后期。遗憾的是这没有随着研究初期结束而终止，在许多情况下延续到今日，见诸通晓百科的学者和伪科学家。

主导理论法的缺点显而易见，错误是极为严重。若要指出核心的心理错误，我认为是应由値得信赖，不偏不倚的智慧占据的地位，竟然被偏颇的智慧入侵。

只要智慧处理的主要是无形事物，这思维习惯就可能延续和维持主导优势，因为无形事物本身主

要是主观的和可随意塑造；但一旦研究认真投入到实在的大自然事物，有其严格特点和严谨规律，主导理论法的缺点变得显而易見。要致力改革。首要着力改革的是压制。改革倡议者强调理論应有限制，并应致力于简单地确定事实，努力让科学研究是刻苦经营，不是兴之所至。基于狭窄思路的理論已导致明显错误，因此要严正谴责理論。改革的要求不是适当控制和利用理論作业，而是压制。只需回顾过去十多年，可以看到当时的改革风潮，其缺点在于其狭隘和压制。亟欲以求了解事物的成因，是人類智慧的最崇高理想。寻求解释及发展理論的倾向本身是值得赞赏。利用不得其法才应受到谴责，若是追求的目标只是一堆了无意义的残缺事实，学习的活力便迅速消失。

简单镇压式改革的低效率越来越明显，改善着眼于工作假说法，被认为是当今的科学方法，对此我不敢苟同。工作假设法与主导理论法之不同，在于这是用来作为确定事实的手段，其主要功能是建议研究的路线；研究不是为了事实。主导理论法的刺激是寻找支持理论的事实。根据工作假设法，寻找事实是为了最终归纳和论证，假设只是妥当发展事实和事实之间的关系，为最终归纳而安排和保存材料。

可以注意到这样的区别不是黑白分明，工作假说法极为容易沦为主导理论。对假说付出感情，可以和对理论付出感情一样的容易，这方面的论证可能成为另一方面的主导激情。

相关的假说：假說家族

若是全心全意追随，工作假說法是主导理論法的显著改善，但也有其缺点，最好的说法是假說容易变成主导观念。为防范于未然，要提出「多项工作假說法」。多项工作假說法与前者不同之处，在于其原始概念与暂定解释的多项特点。这是针对其他兩种方法的根本缺点，即是智能渊源的偏颇。此法致力于发掘出新事物的每一合理解释，就成因与历史开发每一合理的假說。研究人员因此成为假說家族的父母，父母疼爱所有子女，不会万千宠爱在一身。此法的本质足以抗衡偏爱的危险；这是本法与前兩种方法根本不同之处。研究人员首先置本身于热诚的怜悯，与研究有关的每一假說都有亲子关系（即使不是己出，也属收养关系）。情感本性的偏爱得到中和，研究人员以自然和正直的思想态度进行研究，很清楚地知道一些智力子女在成熟之前会死亡，但亦感受到其中几位在最后结果出现后仍然存活，因为研究总结通常涉及多个因素，不是单一因素。如追随单一假說，可以想象会导致单一的解释概念。适切的解释通常涉及许多成份的组合，在混合的结果占不同比例。真正的解释因此必然是复杂。多项假說法尤其有助于对事物的复杂解释，也是主要优点之一。

人们往往把一个现象归因于单一因素。找到一个成份，就轻易满足，而失诸理解这只是整个研究其中的一个因素，或许是次要的因素。以美加交界的大湖区盆地的成因为例子，不同学生提出各种假说，各有事实的有力支持，在某程度上是言之有理。实际上可以证明盆地是冰河入侵前的河谷，因出口堵塞而形成。这说法有一些真实性。同样也可以证明盆地曾被冰块占据和挖掘开凿，冰河挖掘的说法也有事实支持。还可以证明盆地下方的地球外壳是向下弯曲，地壳形成曾影响盆地形成。依我的判断，每一说法都不是这现象的完整解释，必须全部考虑，也可能要有其他成份补充。因此，问题不仅是要决定涉及那些成份，也要决定每一成份在产生这复杂结果时的方法和

程度。冰河作用前的侵蚀，冰河侵蚀或地壳变形这些单一假说不可能解答问题，只有包涵全部以及这现象涉及的任何其他成份的多项工作假說才可以做得到。

多项假说法本质上促进完整性，是其特别优点。工作假說的价值主要取决于能够指出可能被忽略的研究路线。微不足道的事实，如对假说有因果关系的影响，就突显其重要性。举例而言，达尔文假說在过去二十年的研究有重大影响；但单一工作假说可能把研究导向单一路线，忽略了其他同等重要的线索。因此，这促进了某方面的研究，但研究是不完整。如平等看待与主题相关的全部合理假說，可以想象结果必然是完整，这是此法的本质。

利用多项法，各项假說的相互作用扩大了各自的已知范围，彼此之间的矛盾磨灭了各自的判别棱角。多项假说的协调运作大大加强了分析的过程，标准的开发和实证，以及敏锐的判别。

多项法的自然结果是过程变得丰富。各项假說有其自我标准，检验方法和展示真理的方法；如一群假說涵盖主题的各方面，多项法的总体结果是完整和丰富的。

使用本法培养某些特有的思维习惯，值得注意；作为教育的成份，其纪律价值尤其重要。经多年痛下苦功，多项法培养的思维习惯是类似此法本身，可视之为平行或复杂的思维，不再是线性次序的简单想法，思维过程变得复杂。脑袋似乎有能力同时检视不同观点，似乎能够同时以分析和综合的眼光审视事物。这类似研究山水风景：脑袋同一时间接收和协调处理千万条思路，形成复杂的印象，全都记錄下來和研究。我自认对这过程的解释不够完备，以此为事实无疑是挑战传统心理学。我向各位博物学者推荐，各位想必能从本身经验引证。

本法的缺点

本法有其缺点，美好事物总有其缺点；这思维习惯是研究的良方，但有表达的困难，显然很难用口头陈述。语言只能每次表达单一思路，表达顺序必须符合语言习性，速率低下。复杂思维模式尚未高度开发，只有一条主导思路，其他的成为从属，表达不至于极为困难；但多条近乎相同的思路同时充满着观点，显然选择时有困难，令人望而却步。况且文字不可能表达思维运作，从而在默然无声的思想过程中停止使用。文字与思维因而失去了人们习惯的线性默然思考和以语言表达思维的密切关連。实践本法，有人会变得沉默寡言。

教导年轻学生学习此法，有類似困难。学生讨論单一理論或接受简单的解释，比理解和评估澄清真相所需的多个因素来得容易和更有趣。举例说明：学生更有兴趣知道大湖盆地是由冰河挖掘形成，不情愿去设想有三个或更多因素同时或先后发挥作用，也不情愿去估量各因素做到了什么。复杂与量化，对学生的吸引力远远不如有经验的研究人员。

多项假设与实务

我们不习惯把工作假设法应用于教学或日常生活，一般视之为一种科学方法。愚见认为此法应用于实务的价值足以和事情的重要程度相提并论，尤其是研究之前的那些寻问与调查，而不是实际

执行。处事妥当，先要调查妥当。在科学研究用得着的优秀方法，也是这些调查的优秀方法。我就这主题作简短說明。

教育一如研究，要有理论。寻找教学良法，往往基于假设有专属流程，让所有学通过，最后得到最佳成绩；因此以往的教学研究主要是关于「何为最佳方法？」，而不是「不同方法有何特别价值？在不同教学工作如何应用不同优点？」。旧有的信念主要是教学均变說的信念。（译注：作者是地质学家，举例也是地质学术语。均变說 uniformitarianism 的核心意义是：现在是过去的钥匙。可是这个看法包括两个主张，一、古今同律：用以解释古今地质的自然律相同；二、古今同率：现在观察到的变化率，同样适用于过去与未来。录自〈王道环文章〉）

但脑袋的能力和功能大概一如事物的特性与功能一样的多样性：假设在任何和全部情况下，任何教育程序的任何特殊方法，是较其他方法更有效，或是假设单一解读原则可适用于所有自然事物；两者都是同样的荒谬。思维方式无限，思维组合无限，程序排序无限，在不同狀况下不同方法的优势几乎是不说自明。事既如此，教师面对的问题是如何选择和修改以适应可能发生的任何具体问题。重要的是教师有准备应付任何情况和思维状态，一旦变成实际狀况就可以知道和准备面对突发事件。

研究人员掌握多项假说，有事发生时更容易見到事物真相和重要性；教师有随时可用的假说法全面装备，更能理解实际情况，更精确衡量其重要性，更能应用配合情况的方法。

多项假說法应用于日常生活，一如人生状况是变化不定，但某些一般形势可视为整体的典型。刚才提到关于教学方法的应用，稍作修改即可适用于大部份其他工作。通常我们接受任务时，并不全知道涉及的所有因素，或是以后的全部可能发展。因此，最重要的是当「可能」成为「现实」时，要有准备去正确理解这些不可预知因素的性质、意义及影响。若是因先入为主的理論而一叶蔽目，几乎肯定会误解事实，错估议题。另一方面，若是心中假说能预见可能发生的突发事物，事情发生时将更能理解真正事实。脑袋不为预期会出现的必然状况这偏見的影响，思维保持开放和警觉任何状况都可能出现；情况出现时，预先已有安排能正确认识情况。

多项假说法还有好功效。脑袋已预见可能发生的状况，为任何可能情况做好准备，因此是有备无患，兵来将挡，不会只懂得自古华山一条路，不顾是否有大石挡路，只是稳妥掌舵，顺潮逆水都能够安全航行。

诚然，勇往直前，不怕障碍，无惧险阻，排除万难，亦是成事良策，有时能力挽狂澜；但更多的是焦头烂额，一败涂地。只要理性顾及未知因素，或许能导致成功。勇往直前，有成也有败。

犹豫不决的危险

脑袋习惯了多项假设法，会随着事实平衡的上落而路线摇摆。这是本法的本质，大致而言，这是真正的方法。然而，跟着证据走有可能退化为犹豫不决。脑袋不一定能够精确平衡各方证据，在

执行任务时能够决定各项假设的机率；有可能因为这些偏见而偏离正轨。本法的应用因而要有一些限制：稳步追随稍差的路线，效果胜于三心两意，胜于在路线之间摇摆犹疑。

运用此法另有密切相关的危险。在本法的最高发展阶段，脑袋对每一事实证据极为敏感；犹如精密天秤。一边放上微粒即有振动效应。处理日常的粗略生活，这样的天秤可能过于敏感，没有实在价值。化学家的精密天秤不适用于日常生活的粗糙物品。拿出结果或许比精确度更为重要。脑袋可能过于注重证据的平衡，在寻求精确结果时过度犹疑，浪费时间。在粗枝大叶的人生，略欠精确但迅速快捷可能更好。快速决定或许有一些错误，但往往比花费时间追求精确结論来得实际。

多项假说法尤其适用于社会与人际关系。这些关系涉及重要因素：我们对他人的判断，识别他人行为的本质，解读他们的动机与目的。多项重假說法运用于此，与主导理論或单一工作假說法有明显差异对比。我们习惯以理论来解读他人的行为。儿童的无意識理論认为好就是好，坏就是坏。儿童预期好人只做好事，坏人只做坏事。好人也会做坏事，坏人也会做好事；这样的想法与儿童的思维模式相差太远。遗憾的是很多人在处理社会与人际关系时，还没有脫離童年的主导理論。

许多人更进一步采用類似于工作假說的方法，对他人的行有某一假设，并以此假设来解读。这有别于儿童思维：假设好的全好，坏的全坏；但心理上依然有强烈假设，有不良印象的人，行事也不会出于好心。要有正面证据才可以推翻这样工作假說的影响。

多项假說法广泛的假设他人行为的本性。行动，以及整体道德特性都可能各自不同；主导本性可能是坏心肠，但行为可能是好的，反之亦然，或是好坏参半，正如人之复杂行为大都是如此。在多项工作假说法，脑袋先要找出行为是什么，不受主导理论或工作假说的影响。脑袋假设類似的一般行为可能是几种形态其中一种，就可以更自由审视事态究竟是怎样。因此在解读动机和目的时，会假设这只是众多形态之一，因此首先要确定行为背后有那些可能的动机和目的。多项假说法倾向于公平地平衡所有证据，接受有最多证据的解读，而不仅是符合工作假說或主导理論的假设。因此，结果必然是更好，更真确的观察，也是更公平和正确的解释。

知识的缺陷

第三项结果也是重要。认识到在类似情况和类似外观下有不同行为的可能性，因而对完整性没有很大信心，所以更容易察觉到我们的知识是不完美的。随着我们区分不同行为和动机时认识到有什么证据，就越发察觉到证据不足之处。必然的结果是不会随意基于不完美的理由妄下结论，也不会错误引用证据；脑袋中多了指标，就不会误认冯京作马凉。

总成果是更仔细确定事实，更谨慎得出结论。因此我颇有信心在社会和人际关系中应用多项假说法，会大大减少损及好人好事，害及社会和政治氛围的误会，误判和误解。对人生错误观察，错误陈述，错误解读，造成的伤害可能比不上其他罪恶，但较为常见和隐闭，带来隐痛。解决之道，在于爱心，在于正确的思维习惯，是其是非其非。不偏不倚判断所有可能状况。如证据不足以支持结論，就不要妄下判断。

我深信面前最伟大的精神改革，是在社会和民间生活引入所谓「多项工作假说法」的思维方式，培养成为习惯。

（小介）Thomas Chamberlin (1843-1928) 是地质学家，撰写这篇文章时是威斯康辛大学的校长，后来任职芝加哥大学教授和该校 Walker 博物馆馆长。1893 年他创办《地质科学 Journal of Geology》期刊，直至去世一直出任编辑。1908 年他曾担任美国科学促进会会长。这篇文章转载《科学 Science》15，92（1890）。

Chamberlin 先后发表了两篇以〈多项工作假设法〉为题的文章。1890 年，第一篇首先发表在《科学》发表，修改版本在 1897 年于《地质科学》发表。文章多次在学术期刊重刊，份量可见。这篇译本依据 1897 年的修改版本。

网上有国立台湾大学海洋科学研究所硕士生合译〈多重工作假說方法〉，原文依据《科学》在 1965 年重刊的文章，似乎是上文提到的 1890 年的原作。

原文：[Strong Inference By John R. Platt, 1964]

强推论：某些有系统的科学思维方法可能比其他方法有更迅速的进展

Strong Inference：Certain systematic methods of scientific thinking may produce much more rapid progress than others

原刊于《科学 SCIENCE》第 146 卷，3642 期，1964 年 10 月 16 日

近年来，科学家礼貌周周，声称所有科学门门平等。除了刚好在反驳对手误入歧途的论据之外，我们声言科学家的研究领域和方法都是一样的好，或许稍胜一筹。这使得我们互相推荐申请政府补助时和睦相处。

任何人只要密切留意，即会同意某些科学领域的发展是比其他的超快；若是以数字估算，超出甚至是以十倍计算的数量级。头条新闻报导复杂和困难学科的真正进展，如分子生物学和高能物理。Alvin Weinberg 尝言：「《国家科学院学报》几乎每月都有报导分子生物学的惊人成就。」

为何一些领域发展迅速，其他不是？通常的解释：主题是否易于处理，研究人员的素质或教育，研究合同的规模等等；这些都很重要，但我认为还是不足够。我开始相信科技进步的主因是智力方面。这些发展迅速的范畴有特定的科研方法，有系统地使用和教授，是一种累计式的归纳推理方法，非常有效，我觉得应正名为「强推论（强推理）strong inference」。我认为检查这方法很重要：方法的使用，历史和理由，并看看其他组群和个人能否学会和应用在本身的科学和智力工作，有所裨益。

强推论分拆为单独元素，只不过是可追溯到培根 Francis Bacon 的老式归纳推论方法。大学生都熟悉这些步骤，科学家断断续续都有实行。区别是在于系统性应用。「强推论」不同之处在于应用时有系统，在处理科学问题时实施以下步骤，实施要正规，明确和定期：

1）设计多个替代假说；

2）制定一个或多个关键实验，寻找替代的可能结果，每项结果尽可能排除一项或多项假说；

3）执行实验，以获得明确的结果；

1'）重复程序，让子假说或随后的假说改进余下的可能性等等。

这像爬树。在第一个分叉，选择左边或右边的树干，到另一个分叉，再选择左边或右边的树干等等；在这情况下，大自然或实验结果选择去向。有条件的计算机程序也有类似的分支点，下一步取决于最后的计算结果。许多一年级化学教科书有详细的「有条件的归纳树 conditional inductive tree」或「逻辑树 logical tree」，说明质化分析一些未知样品的步骤列表，学生学习连续推论以解决真实问题：添加试剂 A，如得出红色沉淀，这属于分组 α，过滤后添加试剂 B；如果没有红色沉淀，添加其他试剂等等。

处理任何新问题，当然归纳式推论不是和演绎法这么简单和肯定，因为这涉及要接触未知的范畴。步骤 1 和 2 要有智力的发明，必须巧妙地选择，让假说、实验、结果和排除以严谨的三段论相关连；其他文有广泛讨论如何产生这样的智力发明。（注 2, 3）这正规架构提醒我们要尽力做出这些发明，采取下一步骤，进入下一分叉，不要拖拖拉拉或是为不相干的事纠缠不清。

（录自《百度百科》的例子：凡金属都能导电（大前提），铜是金属（小前提），所以铜能导电（结论）。这叫三段论。）

很清楚为何以上过程会推动快速而有力的进步。要探索未知世界，没有更快的方法；这是最少的步骤。任何不是被排除的结论都是不安全，必须复查。重复到下一组假说的延误只是延误而已。强推论以及生成的逻辑树之于归纳推理法，一如三段论之于演绎推理法，因为这是常规方法尽快得出一个接一个的确实归纳结论。

有人会问：「这有什么新奇？」。这一直是科学的方法，为何要有特别名字？原因是我们许多人几乎忘了。科学已是日常业务。设备，计算，讲座已成为目的。有多少人每天写下替代方案和关键实验，集中于排除一项假说？我们写科学论文时，看起来好像是一直记住步骤 1，2 和 3。但在过日子时，我们只是无事忙。我们变得「方法主导」，不是「问题主导」。我们声称喜欢「摸索」寻找一般的概括。我们没有教导学生如何提高归纳推理的能力，也没有意识到在研究的每一步骤经常和明确利用替代假说和决断排除，会带来额外力量。

一般科学家的非正规方法与强推论用家的方法，之间的区别犹如偶尔发动和稳定发动的引擎。若是渡轮的引擎是一如我们的刻意智力用功那样不稳定，大多数人不能回家吃晚饭。

分子生物学

我认为有系统的推理方法在新的分子生物学这领域已广泛使用和证明有效。这是复杂的领域，但过去十年一连串的关键实验，让大家对遗传控制机制，酶的形成和蛋白质合成有了深为惊讶又详细的理解。

每一个实验都显示出逻辑结构。1953 年，James Watson 和 Francis Crick 提出了 DNA 分子，即是细胞内的「遗传物质」，是一个长形的双股螺旋分子。（注 4）关键测试于是有多个替代方案。细胞分裂时，双股螺旋是扭在一起还是分开？Matthew Neselson 和 Franklin Stahl 用巧妙的同位素密度标记技术证明双股是分开的。（注 5）DNA 螺旋是否总是双股，是否一如原子模型指出可以有三股？Alexander Rich 证明：取决于离子浓度，DNA 螺旋可以双股或三股。（注 6）John Dalton 会喜欢这种实验；结合的实体不是原子，而是长长的巨分子。

提另一个问题：基因图显示重组实验的不同遗传特性的统计关系；基因图是一如 T.H. Morgan 在 1911 年提出的像 DNA 分子那样的一维地图（也就是线性映像）还是有两维循环或分支？Seymour Benzer 证明他的数百次细菌微基因实验只符合一维的数学矩阵。（注 7）

不过，当然在各个领域都有这些被选中的关键实验。分子生物学的真正差别在于有系统实践和教导正规的归纳推理。英国剑桥的分子生物学实验室，Francis Crick 或 Sidney Brenner 的黑板经常写满了逻辑树形图。主线是刚刚从实验室或通讯或谣言出来的热门新结果。下一行有两个或三个替代解释，还有「他做错了什么」的小清单。之下是可以减少的可能性实验或对照实验等等。人们来来往往，辩论为何那一实验有问题，应如何改变等等，逻辑树形图慢慢长大。

强推论也见诸论文的语言和文体。例如，Joshua Lederberg 在分析抗体形成理论时，写下九个「有待否定」的提案，讨论那些「最易被实验测试」。（注 8）

法国科学家 Francois Jacob 和 Jacques Monod 的文章，其高度「逻辑密度」最为人赞赏；段落之间都有「归纳三段论」相连。这风格十分普遍。1964 年的《分子生物学》期刊第一篇文章写下：「如…（一）…（二）…或（三）…，我们的结论可能不成立。以下描述的实验减除一些替代方案。」任何领域的物理学家、化学家、科学家不习惯这些丝丝入扣，紧密推理的文章，随意阅读这期刊定必获益良多。

反对分析方法

生物学这种分析方法曾经几乎成为一种运动，因为有许多在更为宽松和散漫传统成长的科学家群起抗拒。在 1958 年的生物物理会议上，两大观点有戏剧性对峙。Leo Szilard 说：「酶是如何引起，蛋白质如何合成，抗体如何形成这些问题，比一般人以为的更接近解决方案。如果进行愚蠢的实验，每年完成一项，要花上五十年。如果暂停实验，想想蛋白质可能如何合成，只有大约五个不同方式，不是五十！只需要几个实验就可以区分。」

一位青年添上一句：「基本上这是老问题：实验何以如何的小规模和优雅？」

这些意见打翻了五味瓶。显微镜学家说：「各位，离题了。这是科学的哲学。”

Szilard 反驳：「我不是与三流科学家吵架，我是与一流科学家吵架。」物理化学家急忙问道：「我们是在午饭前或午饭后拍摄官方照片？」

但这没有把争端转移。杰出的细胞生物学家站起来说：「没有两个细胞有相同属性。生物学是异质系统的科学。」他私下补充：「要知道有科学家只是研究这些过于简化的模型系统—DNA 链和体外系统—根本不是做科学。我们需要他们的辅助研究：建立仪器，小规模研究，但他们不是科学家。」

Cy Levinthal 回答：「嗯，有两种生物学家：一些人看看是否有可以理解的说法，另一些说得非常复杂，谁也不能理解…。必要研究最简单的系统，如这系统有你感兴趣的属性。」

众人离开会议室时，一位男士喃喃自语：「Szilard 希望我怎么啦？开枪自杀？」

要改变我们的方式的任何批评或挑战，当然是冲击着我们所有的自我防卫。但在上述情况，分析方法可以大大提高效益，遗憾的是这没有经常被视为学习的挑战，而是战斗的挑战。分子生物学许多最近的胜利事实上就是研究这些「过于简单的模型系统」，奠基于 1958 年讨论定下的分析路线。胜利不是属于那些自圆其说的人：「没有两个细胞是一样的」，无论这说法最后是多么真实。胜利其实是一种新思维方式的胜利。

高能物理

这种分析思维是罕见的，但决不是仅限于初生的生物学。即使只看报刊报导，排除逻辑常见于高能物理。例如，杨振宁和李政道的著名的发现是基于弱相互作用中的宇称守恒质疑，又提出关键实验。短短几个月内，有人用简洁的实验验证了他们的猜想，排除了在弱相互作用过程中宇称守恒。Richard Garwin，Leon Lederman 和 Marcel Weinrich 完成其中一个关键实验。他们在晚饭时想到做实验：午夜时安排好仪器，凌晨四时观察到预期的脉冲，显示宇称不守恒。（注 10）可以说这现象一直在那里等待科学家明确形成替代假说。（译注：吴健雄教授等人有同样的实验。）

这个领域的理论家自豪地试图预测新粒子或新的属性，若是没有发现，理论也不能成立。生物学家 W. A. H. Rushton 说：「不受致命威胁的理论，不是活着的理论。」（注 11）Murray Gell-Mann 和 Yuval Ne'eman 最近利用他们称为「八正道」的粒子组合找到本来预测缺失的 Ω− 粒子。（注 12）但理论的另一分支预测有粒子只带有通常电子电荷三分之一；实验没有发现，所以必须拒绝这分支。

逻辑树是高能物理的重要部分，以至有一些阶段通常包括在电子重合电路，用以检测粒子和触发汽泡室的照片。每种粒子在电子计数器应有不同模式，电路可以设置为排除或包括任何类型。如区分标准是连续的，甚至可以在一微秒左右检测完整的逻辑树。一如人手初步分析不同的替代结果，这种电子初步分析锐化了标准，加快进度，消除了以前要扫描的几十万张不相关的图片；运行到极限时，相隔几小时的输出脉冲可能足以指出有反质子的存在，或是推翻一个理论。

以上提到这两个领域都强调强推论，部份原因是个人领导，诸如分子生物学的传统遗传学者，或是 1948-50 年间在芝加哥大学的「中西部浓汤和细菌学会 Midwest Chowder and Bacteria Society」，或是 Max Delbruck 在冷泉港实验室的噬菌体遗传学夏季课程。但部分原因也是这些领域本身的性质。生物学有庞大的信息细节和复杂性，是「高信息」领域；如果不事先仔细考虑什么是最重要和具决定性的实验，多年光阴很容易浪费在一般类型的「低信息」观察或实验。而在高能物理领域，无论是因为加速器的粒子信息流和百万美元的运作成本，迫使要采用类似的分析方法。每次实验之前，最好有顶尖的群组辩论，这习惯蔓延到整个领域。

归纳法及多项假设

从历史上看，强推论的发展有两个主要贡献。首先是培根 Francis Bacon。（注 13）他想要「找出

大自然」的「更可靠方法」，优胜于当时砍掉逻辑或全包式理论或值得称赞但粗糙的「以简单罗列」得出归纳的方法。他不只是敦促要实验，他指出理论和实验相互关连的成果，互相检测。他提出多种归纳程序，我认为最重要的是「有条件的归纳树」；这是基于 Bacon 称之为「可能成因」的不同假说，通过关键实验的「指路标志」排除了一些方案，保留余下的以建立〔归纳〕公理。他的指路标志是在逻辑树的分叉点，暗喻借用自路旁指示不同方向的标志杆。他在《新工具 The New Organon》第二卷提出的许多关键实验依然引人入胜。例如，为了决定对象的重量是因为「内在本质」或是一些人所谓是由于随着距离减弱的地球引力，他建议比较钟摆时钟和弹簧时钟在平地和尖塔顶部的速率，他的结论是如钟摆时钟在塔顶的速率「较慢，因为重量减轻了...我们可以同意地球质量的吸力是重量的成因。」

有方法可以区分空洞的理论。培根认为人人都可以学会归纳法，就像学习「利用量尺或圆规画出更直的线或更完美的圆形。」「我发现科学之路是拉平各人的机智，个人卓越不重要，因为执行是依照最可靠的规则和示范。」即使偶尔失误也不会致命。「迟早真相会从错误走出来，不是混乱。」不难理解年轻人为何跃跃欲试。

但这方法有一些困难。正如培根强调，有必要「排除」。他说：「归纳法要用于科学和艺术的发现和示范，必须适当拒绝和排除才可以分析事物，然后有了足够数量的负面证据，终而得出肯定的实例。」要先完全排除负面证据，最后才有肯定的实例。

或许一如当代哲学家 Karl Popper 言及科学没有证据这样的东西，因为一些后来的不同解释可能是一样的好或更好；科学进步只有依靠反证。若是「假说」不能证伪，这些假说没有意义，因为没有说明什么。「实证科学必须可以被经验推翻。」（注 14）

困难在于反证是困难的。你有假说，我有假说，显然必须淘汰其中一个。科学家似乎没有选择，要么是没有主见，要么是引起争论。也许这就是有这么多人倾向于抵制强分析方法，以及一些伟大的科学家是如此引起争论。

在我看来，幸好这困难可以利用第二项重大的知识发明来解决。T. C. Chamberlin 是芝加哥大学的地质学家，在 1890 年提出「多项假说法」，可以补充培根系统之不足。Chamberlin 为人乐道的还有关于太阳系起源的 Chamberlin-Moulton 假说。（译注：参阅〈多项工作假说法〉）

Chamberlin 说，麻烦是当我们只有单一假说，往往溺爱。「一旦有人对事物现象提出看来是满意的解释，一旦他的智力子女出生，以及随着解释成长为定论，对智力子女的感情越来越深...不自觉的选择和放大符合和支持理论的事物，以及不自觉的忽视不符合的事物。

「为了避免这种严重的危险，建议使用多项假说法。它不同于简单工作假说，在于它分开了研究，也分开了情感。」

每一假说有本身的标准，本身的证明方式，本身开发真理的方法；若是有一组假说涵盖主题各方面，这些工作和方法的总结果是全面和丰富。Chamberlin 认为这方法「导致某些不同的思维习惯」，对教育有首要价值。

「有足够时间去忠实遵循此法，会开发它本身的思维模式，可称之为复杂思维的习惯…。」.。

这篇迷人的文章值得在较流行的期刊重刊，是研究生的指定读物，每位教授也如是。

在我看来，Chamberlin 对许多科学领域的问题，解释和解决一矢中的。锐化归纳推理法不同方案的冲突和排斥是必要的，但往往成为人与人之间的冲突，各有其主导理论。如各人有多项工作假说，冲突成为纯粹的观念冲突；彼此更加容易专注于强推论的反证，不会不情愿或互相抗衡。事实上，如多项假说不属于任何人的「个人财产」，又有关键实验的测试，实验室的日常生活变得前所未见的有趣和兴奋，学生迫不及待想看看侦探故事的发展。在我看来，这是 Chamberlin 所谓「独特思维习惯」和「复杂思想」发展的原因。这是分子生物学和高能物理近年锐化，兴奋，热情，团队协作（甚至是国际团队）的原因。还有什么能如此有效？

多项假说法与强推论结合，科学的搜索成为情绪和智力的发电厂。

我认为遗憾的是当今的其他科学领域比较之下疲惫无力，因为它们忘记了不同假说和反证的必要性。各人的逻辑树只有一枝树干，没有分支，任由扭曲而不会有关键的决定点。从外部症状已可以看到有科学上的问题。冻结法。永恒测量法。永不完成法。单一假说的伟人。亲属小俱乐部。仇杀。绝不能证伪的涵盖理论。

有些愤世嫉俗者诉说一个可能是杜撰的故事：理论化学家在堂上解释：「我们看到第一个化合物的 C - Cl 键长于第二个化合物，因为离子性的百份比较少。」

后面的学生发问：「教授，根据列表，第一个化合物的 C - Cl 键是较短的。」教授回答：「哦，是吗？这很容易理解，因为这化合物的双键特征是较高的。」

在某程度上，这样的故事是正确的：这样的「理论」根本不是理论，因为这没有排除任何事情。它预测一切，因此也没有预测什么。这变成研究生重复和深信的简单语言公式，因为教授往往是这样说。这不是科学，而是信仰；这不是理论，而是神学。无论挥舞的是摆手、数字或方程式，如不能反证就不是理论。反证即是可以被可能的实验结果证伪。

在化学，共振理论家当然认为我在批评他们，分子轨道理论家也认为我在批评他们。但我们的行动，其中包括我自己，不言自明。三十年来我们互不同意，是很难反驳的公共广告。

然而，我的目的不是要骂人，而是说我们都是罪人。在每个领域和每个实验室，我们要努力制定

可能反证的多项替代假说。

有系统的应用

我认为有几位科学家的工作方法已经证明了强推论的威力。在许多情况下，成功是归功于有系统使用培根的「最可靠规则和示范」，还是罕见、遥不可及的智力？Faraday 的著名日记（注 16）或 Fermi 的笔记（注 3，17）展示了这些饱学之士相信在日常步骤中就一个接一个问题应用正规归纳法的效率。

在发现 X 射线八星期内，Roentgen 确定了 X 射线的十七项主要性能。学生都应该阅读他的第一篇论文。（注 18）每项示范都是归纳推理的小宝石。没有最有效的方法，不可能这么快找到证据。

从一开始，有机化学一直是强推论的精神家园。苯的化学键是相交或是相像？如属前者，应该有五个代衍生物；如属后者，应该有三个。证实是三个。（注 19）这是强推论测试，不是以克或毫克测量产品，而是逻辑选择。否则推论得出的四面体碳原子或六角对称苯又如何可以通过 X 射线和红外测量证实？

我们认识到 Pasteur 带着这种氛围来到生物学领域。没有人会怀疑他带来了完全不同的推论方法。每隔两三年，他研究一个又一个生物学问题；光学活性，甜菜糖发酵，葡萄酒和啤酒「疾病」，蚕的疾病，以至「自发一代」的问题，羊的炭疽病，狂犬病。每一个这些领域欧洲都有专家学识百倍于 Pasteur，但每一次他只几个月就解决他们束手无策的问题。显然，他一次又一次的成功不是因为百科全书式的知识，也不是运气，只能归功于一种特殊发现方法的有系统威力。细菌是否掉下来？把瓶颈变成 S 形。局部真空是否吸入细菌？放入棉塞。一周复一周，他的关键实验建立了排除的逻辑树。当今分子生物学的强推论戏剧只是重复 Pasteur 的故事。

牛顿和 Maxwell 的伟大综合科学，是罕见的个人成就，是在任何规则或方法之外。不过有趣的是几位伟大综合家的研究也呈现强推论思维的习惯，例如牛顿他的《光学 Opticks》见证他的归纳功夫，Maxwell 的实验证明色觉只需有三种颜色。

衡量有效性的标准

我觉得有系统使用强推论的明显成效，突然给出思考科学方法的一般有效性的标准。调查，分类，设备的设计，有系统的测量和表格，理论计算等等，只要是精密归纳大自然如何运作的部份，都有其适当和受尊重的地位。遗憾的是这些手段往往成为目的；从真正的科学进步观点来看，这只是混混噩噩过日子，一个过度肥大的方法自以为是受尊重的知识。

我们赞扬「终身学习」，但在许多情况下，各个领域需要的不是一辈子，而是短短几个月或星期学习分析归纳推论。在任何新的领域，我们应该学习 Roentgen，看看有多快可以从一般调查过渡至分析推论。我们应该学习 Pasteur，看看是否能得出百科全书主义不能给出的强推论。我们谈到进行测量和小规模研究，「为科学殿堂添砖加瓦」。砖厂四周大多是这样的砖瓦。（注 20）常

数列表有其地位和价值，但一个又一个的研究频谱，如果没有经常重新评估，可能代替了思维，浪费了实验室的智慧，这些错误培训的破坏性影响可能终生持续。

套用一句老话：慎防独步单方走天涯，不论是实验性或理论性的独步单方；这会成为方法主导，不是解题主导。方法主导，人受束缚；解题主导，至少是自由迈向最重要的目标。强推论重新指向解题主导，但要求一再放下旧方法，学习新方法。

另一方面，我认为任何人质疑科学的效益，必然总结物理学和化学的数学化大部份即使没有误导，也是无关紧要。

数学公式的重大价值，在于如实验吻合计算至小数点后五位，可以排除许多很好的替代假说（虽然玻尔 Bohr 理论和薛定谔 Schrödinger 理论一样预测了同一 Rydberg 常数）。但若是只吻合小数点后两位或一位，这并不优胜于凭经验的外推法（外插法），或是一些其他定性排除法可能更严格检验假说，对科学的知识比定量法更重要。

我知道这好像是在说皇帝没有穿衣服。今天，我们鼓吹如科学不是定量就不是科学。我们以相关关系取代因果研究，以物理方程取代有生气的推理。测量和方程应该是锐化思维，但依我观察所得，往往令思维偏离因果关系和变得模糊，往往成为科学操纵的对象，而不是辅助检查或重要推论。

即使是物理学和化学，也许科学的大问题是定性，不是定量。方程和测量与求证有关才是有用：先要有证明或反证，其实是在没有定量测量时，求证才是最令人信服。

换言之，可以用逻辑框架或数学框架捕捉现象。逻辑框架粗糙但结实。数学框架精密但脆弱。数学框架是总结问题的漂亮手法，但不会牢牢抓住现象，除非已被逻辑框架捕获。

我说的是许多我们称之为科学的领域，我们喜欢本身的习惯方式以及可以持续到永远的研究。我们测量，定义，计算，分析，但我们不排除。这不是最有效使用头脑的方法，解决科学问题时也不是最快的进度。

当然，科学家很容易指责对手不科学。我的意思：我的特别结论不是必然正确，但一直以来我们需要一些绝对标准，以衡量我们在多方面的成效；一个大多数人同意的标准，不为科学压力或当时时尚所扭曲，不为既得利益者和他们发展的虚功所扭曲。我对公开评价不感兴趣，而是关注一种私下的标准，可以比较本人的科学绩效与可能的成绩。我相信强推论提供了这个标准，指出最大可能的科学有效性，也是臻此化境的配方。

强推论的辅助

如何学习和传授强推论？并不困难。最重要的是要记住，这不是幸运而得的诀窍，而是可以学懂

和教导的系统。分子生物学家是活生生的例子。其二是养成明确和正规的习惯：每天拨出一小时或一个半小时分析思考，写出逻辑树，方案和关键实验的永久笔记。上文讨论了 Fermi 笔记法的价值，以及如何影响他的同事和学生，还有那句证词：「人人受惠。」（注 3）

教导强推论法要有礼节，特别对方是同辈或同辈的学生。强推论观点无情地批评科学的工作方法和价值观，在比较案例时可能听起来既是自鸣得意又具破坏性。最好是以身作则：只是笼统地细说自我剖析和自我改进。本文就是如此。

有一个重要且有益的个人测试，是强推论的试金石，可以免去第三者的批评，因为这是人人可以学懂的测试，随时可用。这是培根的「排除法」，我称之为「那问题」，显然应适用于本人以及他人的思维。此法要求一听到有人提出任何科学解释或理论时，第一发问是「先生，有什么实验可以反驳你的假设？」；或是听到科学实验说明时，反问：「先生，你的实验要反驳那些假说？」

这直指问题核心，迫使大家重新关注可测试科学是否迈前一步的核心问题，。

如果大声发问这样的问题，许多据言是伟大的科学家会吐口水和愤怒，并希赶走这位敌对证人！这样的人是名大于实，显然不习惯自己思考替代假说和关键实验，令人质疑他所在的科学领域究竟是什么状况。谁会知道？这个「问题」可能会教育他，也教育他的领域！

另一方面，我认为分子生物学和核物理学对「那问题」的反应，大多是勾划出不只一个，而是多个测试以反驳假说。有人提出假说，可能已经有两三位研究生正努力工作！

我几乎认为政府机构也可以利用这试金石。不是所有科学都是平等的，我们不能理直气壮地认为只有互相推荐这方式才可以比较科学家的效益。政府拨款资助的对象，不是要「调查」或「更详细研究」的科学家，而是手拿笔记，提出替代假说和关键实验，知道如何回答反证「那问题」，并已经着手的科学家。

在多个领域，摆在面前有一些确实困难的问题，一些高信息问题：光合作用，细胞组织，分子结构和神经系统的组织等等，更不用提一些社会和国际问题。在我看来，在这些复杂领域取得最快速进展，最有效利用大脑的方法，是每一步要明确定出问题是什么，有什么替代方案，然后设置关键实验以反驳其中一些。要解决这些复杂问题，如果可以解决的话，就要交由高效人士来处理：提出和排除可能性，在每时间单位获得较多信息，愿意多一点点思考。

如整个群体开始这样专注，我相信可能看到分子生物学现象重复一遍又一遍，几乎所有领域的科学知识以数量级速度增加。

（参考文章书目请見原文）

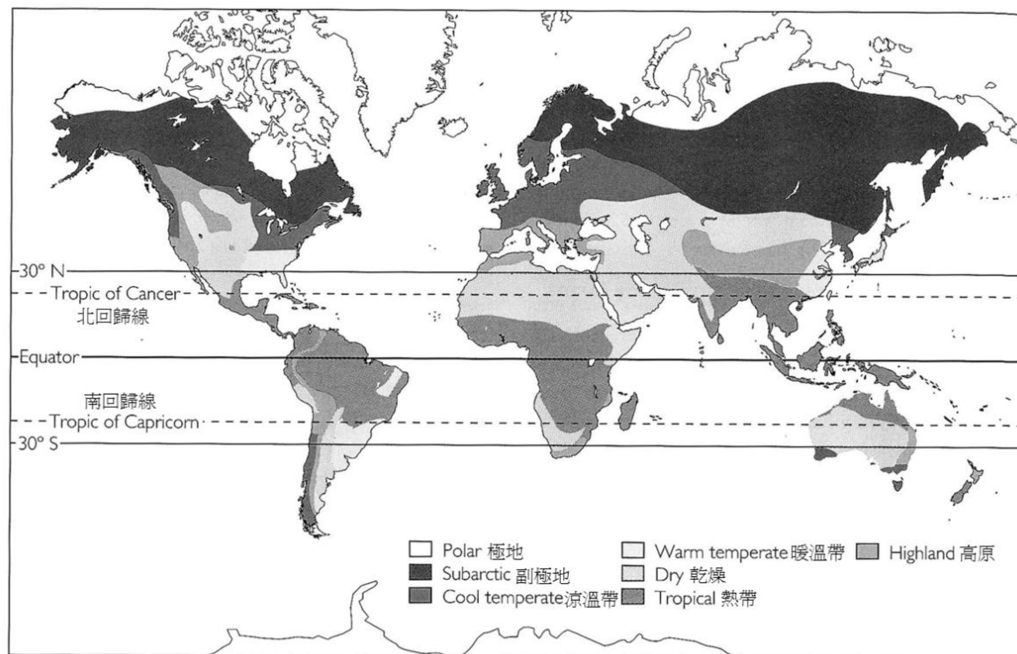
第二十四讲：地球的气候与生命分布[195]

这一讲开始有关生态这部份的课程。「生态」可视为演化的表演剧场；这是 Evelyn Hutchinson 的比喻。

今天先讨论气候与地球，生命在地球上的分布，然后进入生物学。看看生理生态学与物理环境的相互作用，然后是种群[196]增长，竞争，捕食，寄生，然后回到群聚；最后是一些规模较大的生态问题，是关乎岛屿和子种群，然后是系统生态学，能源和物质流。

最后一讲是关于生物多样性对生态的作用，也是关于生物多样性的价值，生态学最后一讲也包括生物多样性的经济方面，生物多样性的演化方面，以及生物多样性是否实际上有助生态系统发挥更好作用。

气候机器



看看地球的气候，地球如何可以被看作是一组气候机器，以及如何在地球上产生各生物群系。在这个尺度，我谈到的事物可能大家相当熟悉。全球气候在两极是寒冷，在热带是温暖，稍后详谈。

气候现象的产生是由于地球表面接受太阳辐射不平均所致：赤道一带接受的太阳辐射较多，接近两极的地方较少；这使到赤道一带较热，极地一带较冷。冷热之间的能量不平衡，导致大自然通

---

[195] 译注：这一章有颇大程度的改写。经查证后修改：(一)三个环流胞各有名称。(二)沐雾甲虫不是用脚捕捉水份。。

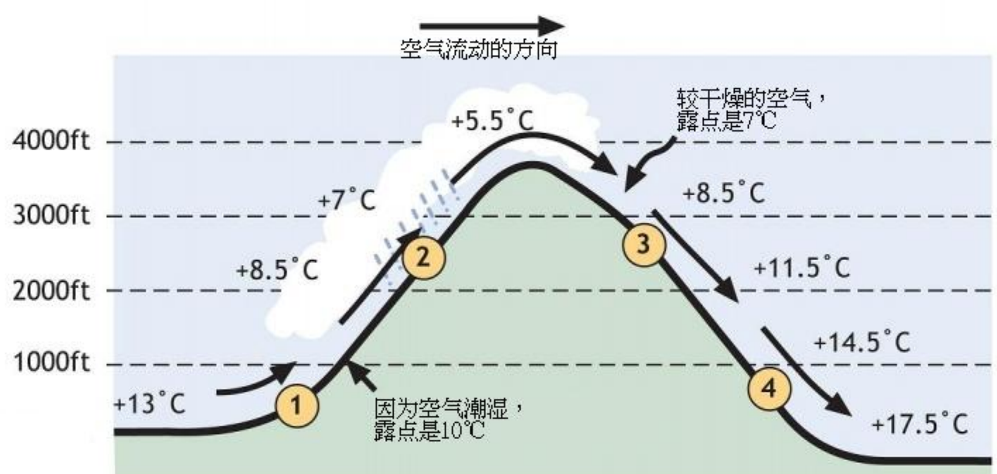
[196] 又是一词多译的问题。Population 是一个物种在同一时空范围内形成的团体，简体多译为「种群」，繁体多译为「族群」。生物分类法，「族 tribe」是亚科和属或亚目和科之间的范畴，通常包括几个属，属之下细分为物种。因此「族群」的范畴大于「种群」，超出了 population 的原意。本译文取「种群 population」。Community 是一群有交互作用物种的集合。简体多译为「群落」，繁体多译为「群聚」，少数译为「群集」。本译文取「群落」和「群聚」。另一个名词 biomes 有译为「群落」或「群系」。「群落 biomes」与 community 混淆不清，本译文取「群系 biomes」。

过海洋流动、水份蒸发和凝结，甚至雷暴、热带气旋等的天气现象平衡全球从太阳得来的能量。这个过程产生了千变万化的天气现象。

北方大陆西部往往是温暖湿润，东部是凉爽和干燥。可以清楚见到墨西哥湾流对欧洲产生影响，暖流把一大片温暖海水推向北和右边。东面是欧亚陆块，最远离海洋的影响，有北半球最冷的温度，大概是零下 127 度华氏，那是刺骨的冷。类似地方的气候相似之处颇为有趣有。在赤道以南和以北相同距离的北美和南美西部是温带雨林，在北美从北加州延伸至阿拉斯加，在南美沿着智利海岸一直延伸。

这些类似的气候已经建立类似的生物群系和类似的选择压力，并导致这些地方的群聚趋同，即是亲缘关系较远的异种生物由于生长在相同的环境中，其结构有相同特征和功能。在智利、新西兰，或加拿大的卑诗省，尽管植物可能没有亲缘关系，但看起来都一样，感觉一样，森林也有类似的结构。

为何这些地方的气候相似？在当地层面，智利或加拿大的卑诗省生成雨林，部份原因是山脉与大气层相互作用。在这两种情况，来自海洋的云层被山脉阻挡，向上爬升。



1.上升空气在凝结之前降温，每上升一千英尺降温3℃。因为空气潮湿，露点是10℃。
2.降雨带走空气中的水份。
3.下降空气变暖，每下降一千英尺升温3℃，水份不再饱和。
4.背风坡的空气比迎风坡干燥，露点较低。

山脉与大气层相互作用[197]

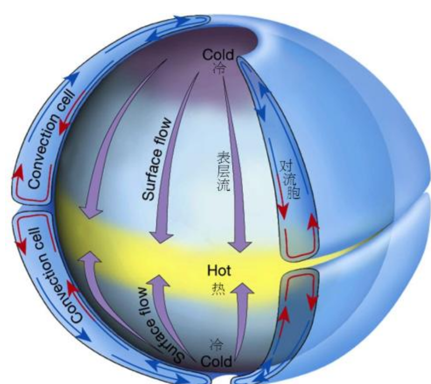
云层被迫向上，有简单的物理化学作用。上升的空气变冷凝结，形成厚厚云层，然后下雨；风越过山脉之后，基本上已经没有水份。

[197] http://www.skybrary.aero/index.php/File:Fohn.jpg

这是这样创造出雨林。冷空气不能容纳暖空气那么多的水份。海拔上升一公里，降温约 6℃。从海洋来的空气温度有 13℃，到了山脉顶部约有 5.5℃。在山脉另一边。空气变得干燥，比迎风坡那边高出 4℃，因为降雨释放了热能。

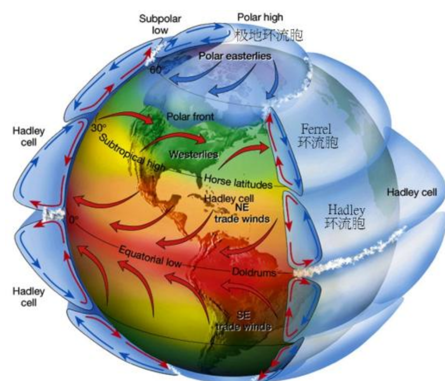
这情况实际上也适用于整个地球。无论是否有山脉，干燥空气下降的地方是沙漠，暖空气上升的地方是雨林。

暖空气落下，瑞士人称为焚风 Föhn，落杉机称为 Santa Ana 风，抱怨这让他们头疼。夏威夷的毛伊岛 Lahaina 镇，从山谷吹下来的风速可达每小时 140 英里，是类似的热风。这些当地的热风可以非常重要，Malibu 的野火吹而又生等现象就是这原因。



如地球是静止的圆球

看看整个地球。如果地球只是在太空中的静止圆球，不受干扰，但赤道受热，南北半球各自有对流胞。Hadley 在十八世纪时发表这说法，故称为 Hadley 环流。冷空气在两极下降，吸引水分，向赤道回走，所以赤道附近有雨林，两极有沙漠，两者之间有一系列变化。如果地球不转动，情况就是这样。

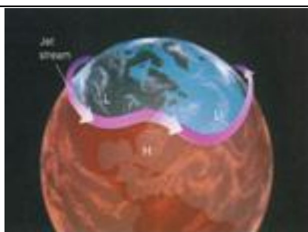


热能在理想的地球的流向

但地球是旋转的，因此理想的地球，南北各有三个环流胞。第一个是 Hadley 环流胞；暖空气在赤道上升，空气温度下降因而成雨，然后向北（或南）移动，约在纬度 30 度下降。

Hadley 环流胞在这里遇上 Ferrel 环流胞。这是第二个环流胞：暖空气在纬度 60 度上升，向赤道方向移动，在纬度 30 度两个环流胞相互作用。智利和加拿大卑诗省的雨林就是在纬度 60 度这些地区。世界各地的沙漠是在南北纬度 30 度附近。

南北两极有第三个环流胞：极地环流胞，冷暖空气在此相遇生成极锋。中纬度地区高空有喷射气流绕着地球走，驱动大部分的天气。



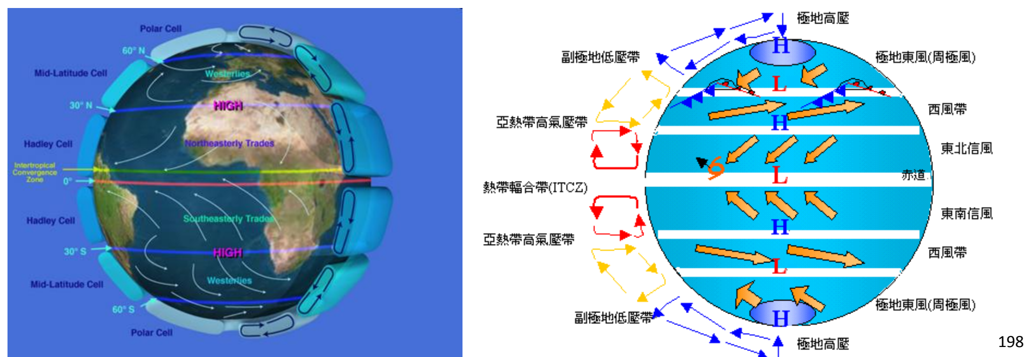
喷射气流位于对流层和平流层间，地球上主要有两股喷射气流：极地喷射气流和副热带喷射气流。极地喷射气流在海平面上 7 到 12 公里的高空，副热带喷射气流约在海平面上 10 到 16 公里处，由于少了地表摩擦力影响，喷射气流的风速很快，往往都在时速九十公里以上。

喷射气流是由于南方暖空气与北方冷空气不同的温度梯度差所造成。温度差距愈大，气压差距也愈大，喷射气流的风速也会更强。而北半球的喷射气流在夏季时会偏北，冬天时会偏南。喷射气流不是直线向西行，而是会向南北弯曲，向北弯再后再下来的称为「脊」，向南弯再上来的称为「槽」。「脊」的地方易形成一股「阻塞高压」，也就是一股停滞不动的高压，而「槽」的部分则容易形成低压区。低压区大气对流旺盛，容易降雨，而高压带的气流沉降，大气稳定晴空无云。

转录自 http://mag.udn.com/mag/campus/storypage.jsp?f_MAIN_ID=13&f_SUB_ID=1219&f_ART_ID=270848

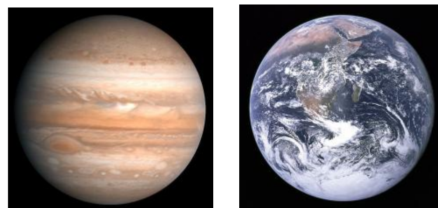
在理想的地球，空气流动的风向稳定。但事实上地球表面的大陆，山脉和海洋扰动了空气的流向。

下图是风向的实际模型，不仅生成天气，也影响历史。在过去八千至一万年，人类利用船运贸易，依靠的是北纬 35-40 度的西风，北纬 20 度的信风。南半球情况一样。



[198]

印度洋的信风称为贸易风，因为这推动了印度和罗马帝国之间的贸易。地球直径约一万二千六百公里，环流胞只有五至十公里，是非常薄的覆盖膜，在那儿旋转。



如地球没有大洲，最终会是像木星一样。木星的旋转环流圈比地球多，比地球大，漂亮整洁。地球有大陆和海洋，从太空拍摄的图片可见有很多扰动生成的旋涡。

南纬 40-60 度，海洋一望无济；除了南美洲一小尖端，风吹行无阻。这里的海浪可高达 30 公尺。每三年一次的环球帆船大赛以此为起点。

[198] 香港天气资讯中心 http://www.weather.com.hk/learn/wind2.asp

气候模型

地球没有这样理想的气候模型。混乱，但还是有一种模式，以下强调一些模式。

热能在移动，从赤道走向两极，是通过风和水平衡来自太阳热能的简单物理化学。这股空气或水份向两极移动，径向速度越来较高。这是因为地球在赤道和两极的旋转直径有差异。

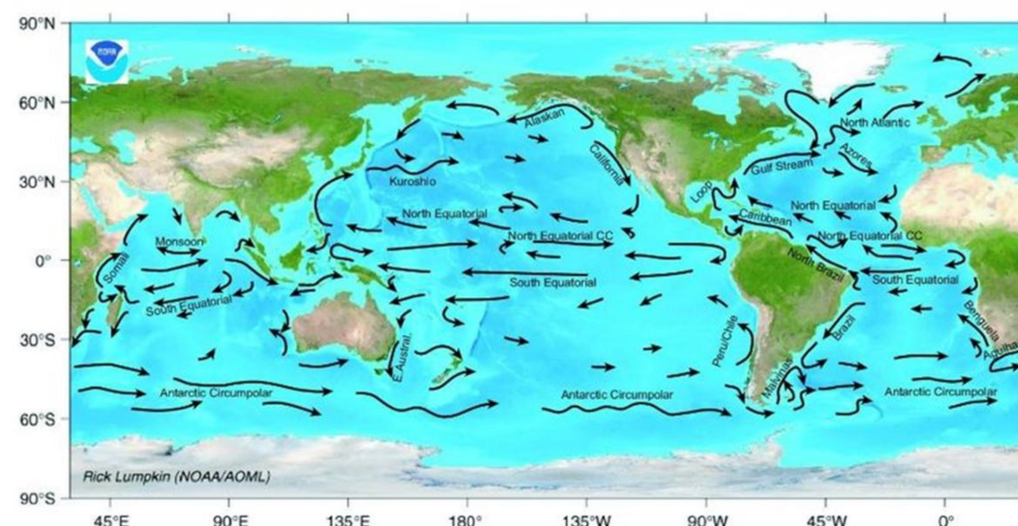
在赤道，地球的直径大约是八千英里，半径是四千英里。一股空气或水去到两极，直径为 0。可以利用三角函数计算旋转物体的直径，从赤道向北走，地面有更多**角动量** angular momentum，向东偏移。

从北极向南下，角动量减少，地面向外运动。向着赤道走的一股空气或水，其径向速度减弱，并向西边加速。在北半球，向北上则加速向东，向南下则加速向西，这是**视似力** apparent force，被称为**科氏力** Coriolis force，塑造主要洋流的方向，而且也塑造贸易风这些事物，也塑造飓风旋转的形状。

科氏力如何发挥作用？基本上这是立体几何题：地球沿着地轴自转，表面的事物向南向北移动。地球的周长在赤道约 24000 英里，每天自转一次，向北走空气或水份在赤道偏东转动的时速约 1000 英里，把热能带到极区。在周长为 12000 英里的地球表面，陆地移动的时速是 500 英里。一股空气向北走，到了极区时，空气之下的陆地以时速 500 英里向东移动，慢于空气。因此，空气速度超越之下的陆地，向东偏移。

在南半球有类似的运动，只是方向相反。这基本上就是科氏力。〔参考阅读〕

风生海流被大陆阻挡

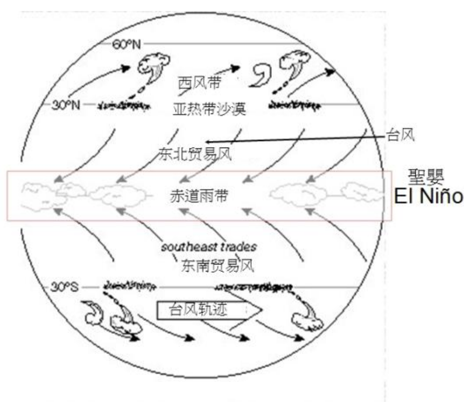


这些运动的结果是科氏力向北走时把黑潮弯曲向东走，然后在美国西岸南下成为加利福尼亚海流，弯曲向西走；在南北半球的海洋都有旋转模式：南半球是逆时针方向，北半球是顺时针方向。

上文提到大气有三个环流胞，因此海洋是有三维环流胞结构。南极地表水在南极大陆北部下沉，沿着主要海洋的底部爬行，然后升上水面。北冰洋的海水在格陵兰下沉，潜流到墨西哥湾流。全球变暖的现实大问题，是这下沉水流能否继续保持稳定。

如环流不保持稳定，向南移动，墨西哥湾流会受阻，英国，法国和西班牙的气候最终很快变得像加拿大北部。如有突变，可能在几年内发生。这些运动对社会和生活在这些地方的亿万居民有很大影响。

南北半球气流不同转动方向

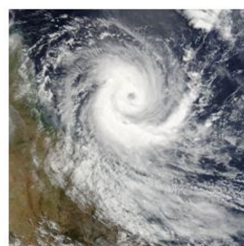


这一般性模式有两点值得讨论。这只是重复地球上的整体格局。贸易风地区出现了飓风，南北半球都有。太平洋的赤道区域出现厄尔尼诺（圣婴）现象。稍稍讨论飓风和厄尔尼诺现象，因为这是地球的两个大规模天气模式。

问题：北半球气旋逆时针转动，在南半球顺时针转动，有点令人费解。刚才谈到空气或水份向北走，会形成顺时针环流，在南半球则形成反时针环流。



Hurricane Katrina



Cyclone Larry

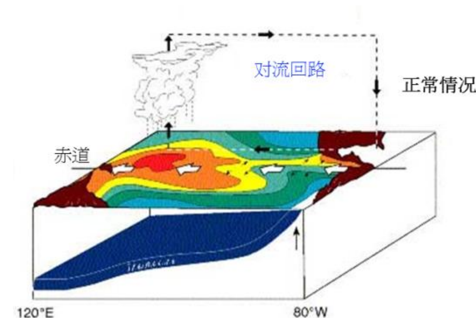


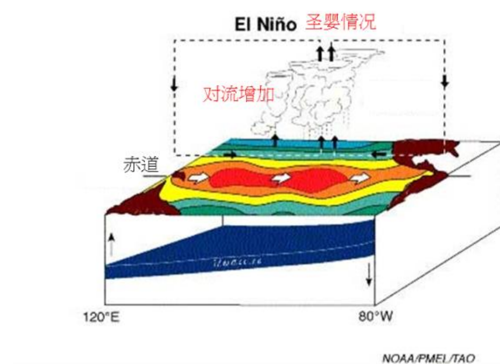
左图是卡特里娜飓风吹袭佛罗里达州；右图同样具破坏性的气旋拉里吹袭澳洲北部。可以清楚见到卡特里娜飓风是逆时针方向，气旋拉里顺时针旋转。这看起来令人费解。答案如下。

在北半球，一股空气向南移动，遇上类似卡特里娜飓风的东西，空气下降至相当低，把飓风转动。如转动的力量是顺时针方向，被转动的物件必然是逆时针旋转。同样的事情在南半球把气旋顺时针旋转。这个数字和地面的问题很有趣，视乎你试图弄清楚旋转的方向时身处的角度。外部的科

氏力生成这些对立运动，是结构的意外运动，对受影响的人们其的后果非常重要。这基本上解释了为什么我们看到这些大风暴自旋是反直觉。

圣婴现象





现在讨论圣婴（El Niño 厄尔尼诺）现象，我认为实际上是非常有趣，整洁的现象，有巨大影响，驱动了气候模式，不只是在赤道，其实影响地球大部分。

在正常情况下，源自加州和墨西哥的北太平洋黑潮沿着赤道往西走。南太平洋的洪保德海流从北而下，沿着智利和秘鲁的海岸，然后弯向西方，驱动了北半球的顺时针环流和南半球的逆时针环流。

因为右边有大陆，环流把水体推离海岸，造成底部的水体涌上来，暖和的表层水体向西走，在关岛到菲律宾一带结集了颇大的暖水水体。这股暖水实际上是高于东太平洋的水面约一米以上，被海流和风力推在一起，延绵 7-8000 英里。

在圣婴条件下，海流分解，西太平洋那股暖水从高点流向东太平洋，于是东太平洋覆盖着一层暖流，这带来种种后果。

后果之一是暖水比冷水易蒸发，东太平洋降雨增加，大量水份被吹到墨西哥和美国亚利桑那州。在厄尔尼诺现象期间，美国西部有更大降雨量，一直到密西西比河谷。

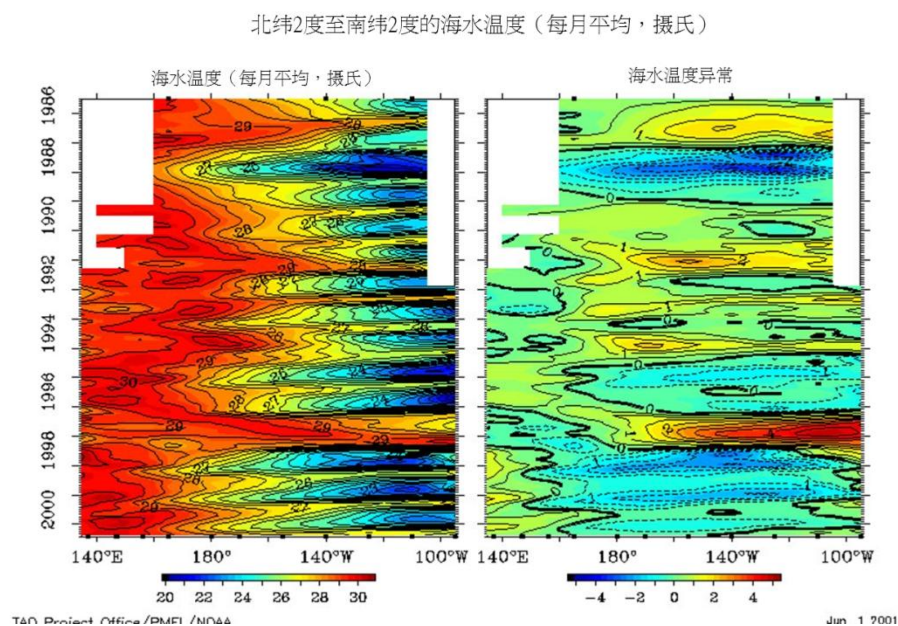
另一重要事件是寒冷海水从海洋底部上涌，带来各种肥料。

长久以来，大洋底部积聚了藻类和浮游动物和其他一切的尸体，积聚了很多氮和磷酸盐。在正常情况下，海水上涌带来这些东西。在厄尔尼诺情况下，这过程受阻，施肥过程停止。藻类产量下降，浮游动物数量减少，鱼类食物减少，渔获崩溃。

每十或十一年这情况发生一次，东太平洋的渔获崩溃，数以千计的渔民失业，海鸟也饿死。太平洋每十或十一年就敲响一次警钟。太平洋占了地球几近一半，所以大约每十年有一次回响。

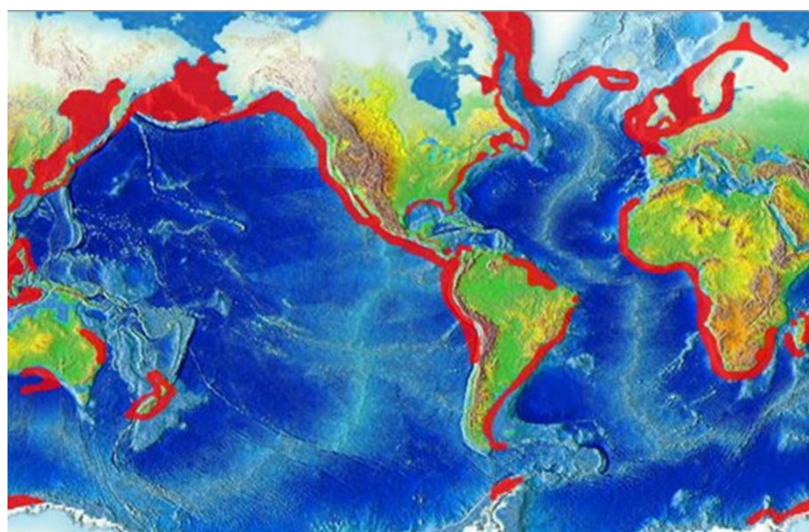
我的博士论文是关于夏威夷蚊鱼的演化，搜集了夏威夷甘蔗园水库的六十年记录，做了时间序列分析，得出两个非常重要的信号。每逢周末有一个短频率信号；人们在周末休息，水库的水位没有波动。

另一个是每十一年一次的圣婴现象信号，是数据中最大，最强的信号。夏威夷远离美洲大陆，但圣婴现象依然每十年一次严重影响当地的雨量纪录。



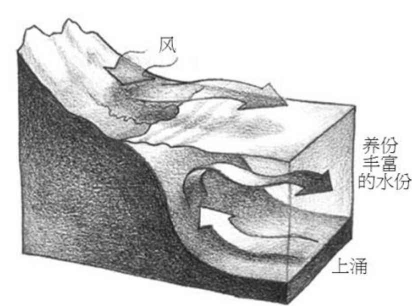
这是美国国家海洋及大气管理局的太平洋温度图片，从东太平洋到西太平洋。年份从 1986 年到 2001 年。留意 1997 年有一大股 29℃的暖水迫向东太平洋，一个重要的圣婴事件。2008 年有另一次圣婴事件。

左图是实际温度，右图是偏离正常。还有反圣婴（拉尼娜 La Niña）现象，赤道太平洋东部和中部海面温度持续异常偏冷（与圣婴现象正好相反）1988 年有拉尼娜现象。



在圣婴现象，上涌被中断；在拉尼娜现象，上涌正常。地球的沿海地区经常有上涌，很正常，是上图的红色部份：深海冷水深被各种力量带到海面，为表层施肥，推动世界海洋的生产力。

早在科学家提出气候理论之前，渔民已经知道这回事。海洋有最大生产力的区域有北海，南非西岸的本吉拉海流 Benguela Current，秘鲁海岸的鳀鱼渔业；北美洲西海岸的金枪鱼和沙丁鱼等等。世界各地有许多渔获区。新西兰是钓鱼的好天地。



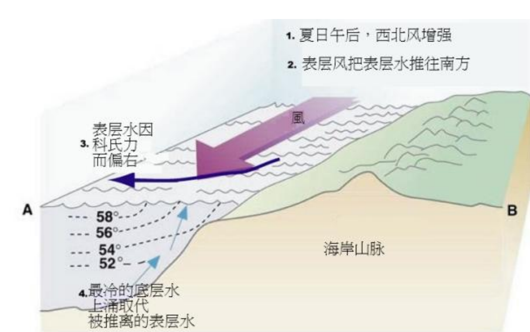
工作原理是离岸风结合科氏力。先看看离岸风。离岸风把表层水体带离岸边，吸力要平衡水的压力，因此在岸边把深水拉上来。

美国西岸岸边的水体比空气冷，冷水份遇上暖空气，因而生成雾。纳米比亚的西海岸也是这样。



沐雾甲虫（Onymacris unguicularis）[199]　　模拟沐雾甲虫形态的晨露收集器[200]

大雾初起，纳米比亚沙漠的沐雾甲虫会把身体前倾入风中，好让水气顺着黏合的翅鞘滚入口中。因为纳米比亚沙漠不下雨。



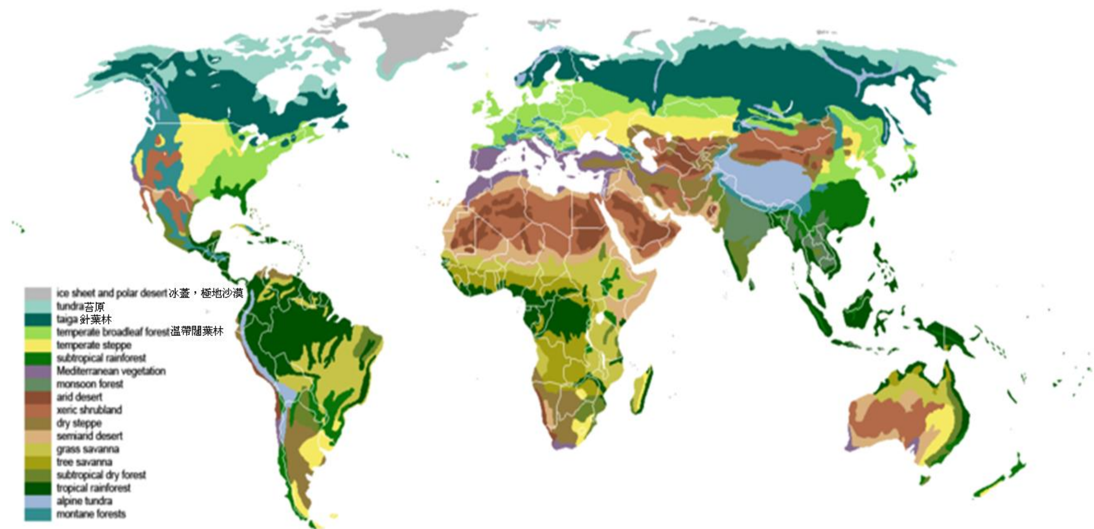
北半球的风向和海流向南方走，这是科氏力的运动，因为风向和海流的角动量少于地球表层，风向和海流向西偏离。这意味着科氏力把水吸往离岸方向。

风向和海流向南方走，表面水层移动的净矢量因科氏力向右离岸偏转，冷水从海底上涌，为水层施肥。

[199] http://www.nigeldennis.com/stock/pages/3.htm
[200] http://www.cool3c.com/node/24579

地球影响生物

刚才略略谈到气候如何影响海洋。现在看看这如何影响地球表面的生物群系。生态学家把地球分为以下的地区，类似生态群紧的结构，也类似生态过程的一般性控制。

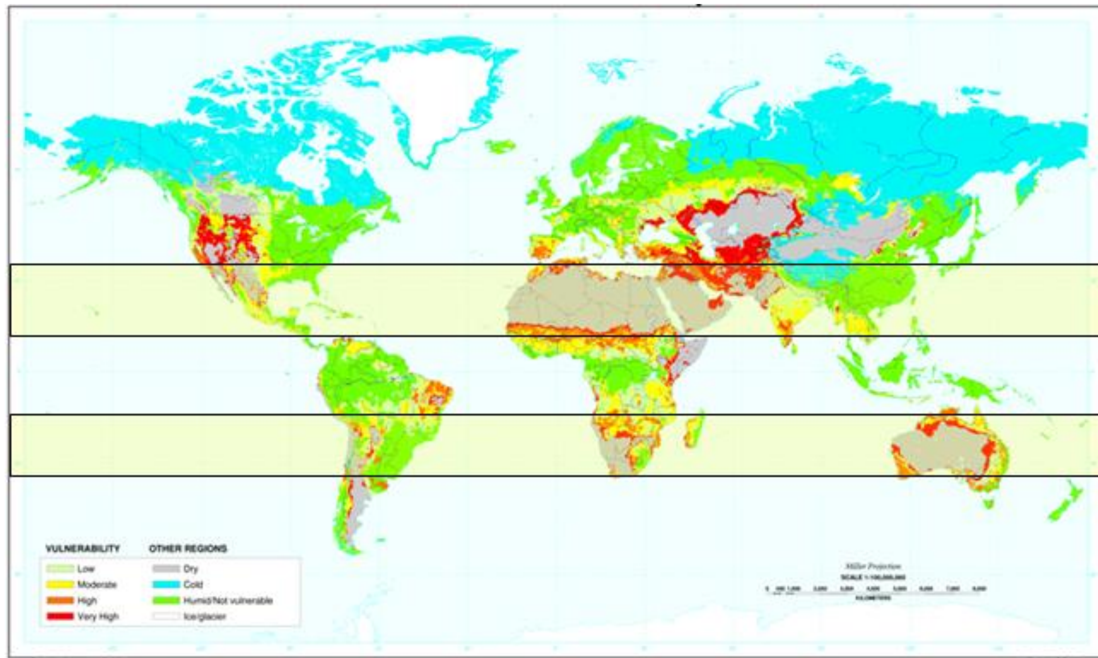


当然有冰盖，苔原。苔原植物通常不会超 10 或 20 厘米高：矮桦木，大量苔藓之类的东西。苔原经常覆盖着冻土。

北半球大部分高纬度地区有针叶林，南半球没有。南极洲太冷，非洲和澳洲远远不够南。南美洲情况类似，主要问题是高度。

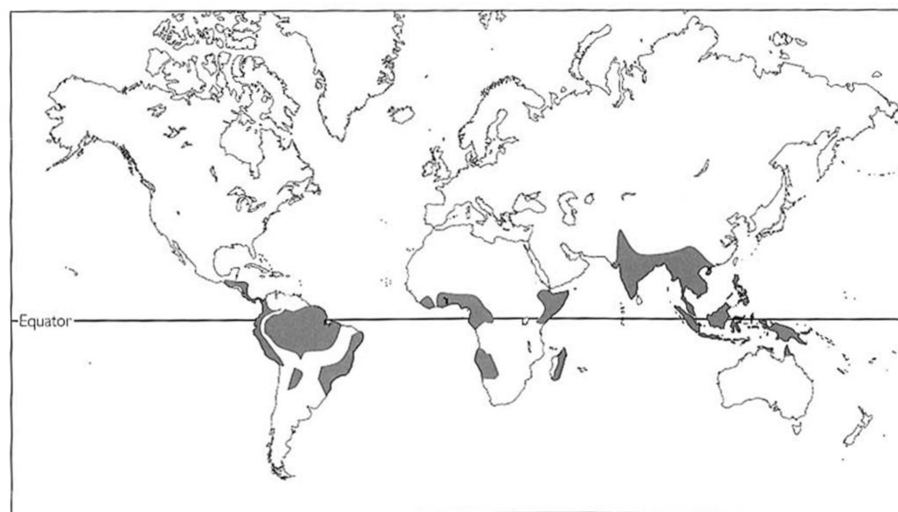
北美东部、西欧、中国东三省有类似的温带阔叶林。亚马逊河、刚果、东南亚和澳大利亚北部有类似的雨林。

换言之，这些大型生物群系的形成主要受气候塑造。我只快快的讨论两个。首先沙漠生物群系。



沙漠往往是在北纬 30 度和南纬 30 度。阿拉伯沙漠和美国亚利桑那州沙漠是在北纬 30 度。撒哈拉、墨西哥、智利和秘鲁的沙漠，阿塔卡马沙漠，都是在南纬 30 度。卡拉哈里和纳米布的沙漠，以及澳洲中部大沙漠在南纬 30 度。

赤道暖空气上升，沙漠冷空气下降，冷而干燥的下降空气有非常少量的水份。沙漠白天炎热，夜晚寒冷。澳洲中部沙漠，温度从炎热黄昏的华氏 80 或 90 度，两三小时急降到冰点。原住民学会了一大堆人睡在一起。



热带森林都大约在赤道，那里暖空气上升，含水量高。有一些有趣的事情。把南大西洋的一股空气吹到亚马逊，亚马逊河会发散空气中的水分，亚马逊的树木会发散空气中的水分，在这股潮湿空气到达安第斯山脉之前，已经下雨三次。

水份回到大气层，形成云，下雨降到地面，再上升到大气，再形成云。在到达安第斯山脉之前，完成这过程平均三次。

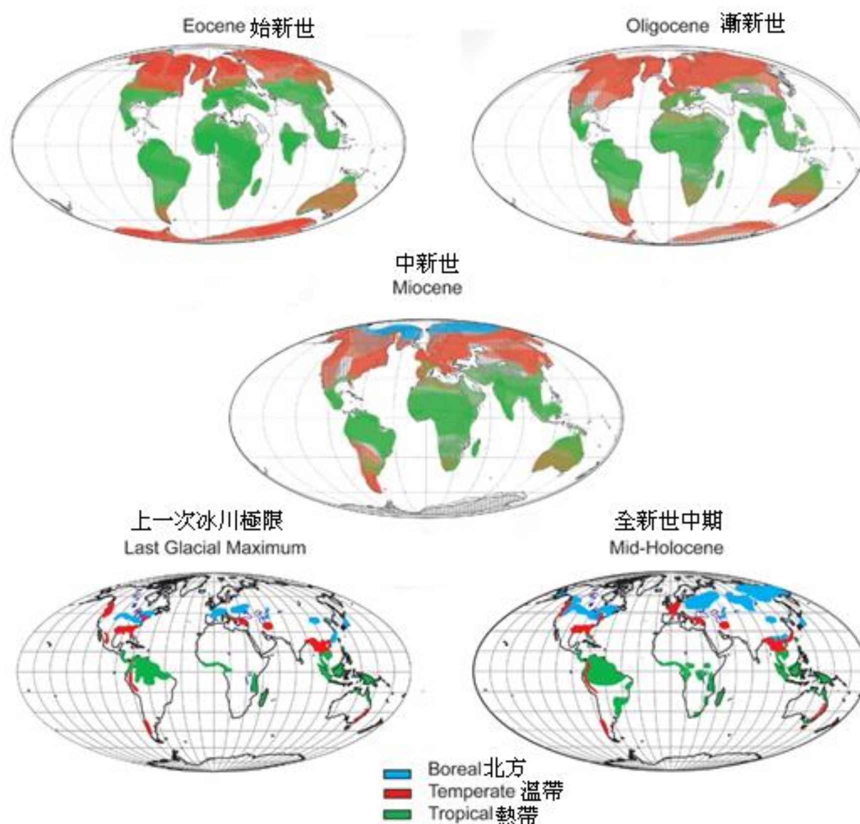


粗略地说 赤道附近的雨林有世上最大的生物多样性 。各位都有资格申请去哥斯达黎加 Corcovado 热带雨林的培训课程所以，所以略略谈到这地方。

培训课程由 Rick Prum 主持，曾经在那里十天记录了四百五十种雀鸟。在这种栖息地，极可能见到物种高度多样性，看到在温带地区不会遇见的种种事物。

对于生物学家来说，这几乎是夜访珊瑚礁，有点像圣诞节，转一个角落，圣诞树下又有另一个惊喜，会见到前所未见的美好和新奇事物。这是长期而来，相当稳定的温暖，潮湿环境的后果；这是生态剧院，让这种演化上演。

古气候



回顾过去，有一些事情值得谈谈。大概在过去五亿年，从始新世到全新世，全球的气候模式有几件事情发生。回到很温暖的始新世，温带森林一直伸延到北冰洋，有证明大树木曾在格陵兰北部生长；在那纬度每年有近半年没有阳光，但是温暖。

树木的能力确实惊人，可以在完全黑暗的环境静静的活着六个月，然后重新恢复活力。格陵兰北部的树木直径有一两公尺，形成相当高大的森林。这是回顾生态历史的一些得益。

对现代人来说，重要的是始新世，渐新世和中新世都是非常温暖，事实上是比现在的地球暖和得多。看看热带森林的分布（图片的绿色部份），热带森林覆盖地球有几千万，再看看现在的分布。

我们现在是处于更新世的间冰期。平均来说，地球实在是比以往寒冷。地球上的生物群系分布可以看到各种趋势。若是回放过去六千五百万年从太空卫星拍摄的录像，看看是怎么一回事会是相当有趣。当然要有点耐心。

有关气候，要记住生物和地球的气候机器。知道季节的温度模式，日照和水的供应，可以预测很多有关生物量，生物群系等等的事物。

也要记住山脉如何创造降雨，雨影区和下坡风。也要记住从赤道到两极风和洋流的模式。科氏力和厄尔尼诺如何运动，在西太平洋堆出一公尺高的暖水，然后让它回落，海洋环流如何驱动上涌，为何寒冷，营养丰富的水体会涌上大陆或岛屿边缘，以及气候如何构筑地球的生物群系。

第二十五讲：与自然环境的互动

上一讲讨论地球作为物理和化学机器，以及气候如何影响大陆和海洋的温度，水份和养份之间的关系，创建了生物面对的林林种种生态问题。生态学是要看看个别生物如何处理环境造成的问题，例如：温度，pH 値和水的供应等等，这就是生理生态学。

生物应付环境的概念

从 1860 至 1960 年左右，人们提出种种概念，解释生物如何应付这些环境问题，整合为全面理解生物可以在什么地方生存，以及为何如此。对生物可以在什么地方生存和繁殖，以及生态定位概念的理解，成为生态学非常有用的工具。



所以，第一位要讨论的是 Claude Bernard，伟大的法国生理学家。他提出生物基本上是试图保持内部不变，尽管外部世界有变化；这是「演化停滞 homeostasis」的概念：*la constance du milieu intérieur*。

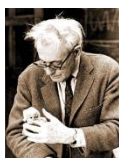


然后是 L.J. Henderson，他说：「环境中的重要事物，例如水份，空气和构造生物的份子，其特质在某些情况下是非常适合生命。」他称之为「环境适合度」。他的想法把「生物适合环境」的概念倒转成为「环境适合生物」。他说：「我们熟悉的环境似乎特别适合作为生物的居所。」这不是很奇怪，毕竟生命就是在地球演化。

値得考虑的是水有一些不平凡属性：热容量很高，传热很快，比其他任何溶剂可以容纳更多的不同原子和分子。在全球尺度，水是非常有效的传热机制，许多不同化学反应的有效媒介；生命只选择了其中一些。

这样的思维带入生物学的其他部份。例如，为何磷是 ATP[201]形式的生物能量传递介质？磷原子的外壳结构实际上有方法储存能量，然后与氧结合；这有助理解为何生命选择磷作为能源的货币单位。

L.J. Henderson 的想法有挑衅和有趣，他的《环境的适合度 *The Fitness of the Environment*》写得很好，引人入胜。Claude Bernard 的《实验医学的研究 *A Study of Experimental Medicine*》也有英语版本。这些智者写下了经典著作，学者可以知悉意念的发展历史。



这一切结穴于 Evelyn Hutchinson 于 1959 年在长岛的冷泉港研讨会总结发言。当时耶鲁大学生物系的研究生积极研究生态学，他们与 Hutchinson 一起提出多维超体积生态位的意念。这是非常强大的工具，浓缩了生物个体和群体如何应对物理和化学环境的种种意念作为可进一步分析的对象。

---

[201] ATP=adenosine-triphosphate=腺嘌呤核苷三磷酸=三磷酸腺苷=腺苷三磷酸

这一讲的大纲是关于温度和热调节。基本的想法是，变温（外温）动物 ectotherms 和恒温（内温）动物 endotherms 有不同的温度问题，应对方式也不同。看看温血动物的棕脂肪（冬眠动物体内的生热脂肪，以此防寒保温），代谢率和休眠；为何中等大小的动物会冬眠。大或小体型的动物不冬眠。

稍后看看温度和蒸发失水，然后讨论植物如何应对干旱和水份和氧气不足，最后谈到生态位。

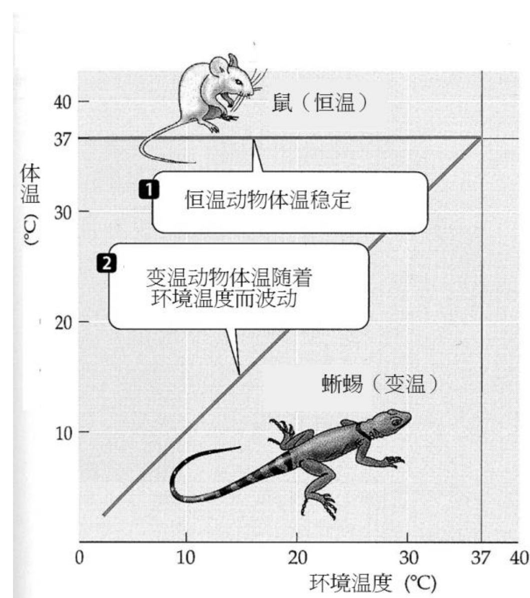
这快速总结了生理生态学的一些重大主题。这领域很大，有大量整齐的实验，课程只能蜻蜓点水略提一二。首先生物有很多适应外部环境的方法，例如羚羊的鼻子和脑袋，有些植物有处理氧气问题的特殊器官。

思考的方法之一：演化已经设计了生物可以扩展生存和繁殖的环境范围，因此对什么是关键环境的定义是随着演化不断改变。这是移动中的目标。

生态位不是在生命开始演化之前，早就存在于地球。生态学现在利用生态位概念作为人工构建的工具，尝试合理解释自然界的复杂性。我们对此的定义实际上是演化的成品，是移动中的目标。

不要以为环境是早已存在的棋盘，每一格生态位可以放上生物，然后填满。生物在演化时，本身是在确定这些东西是什么。

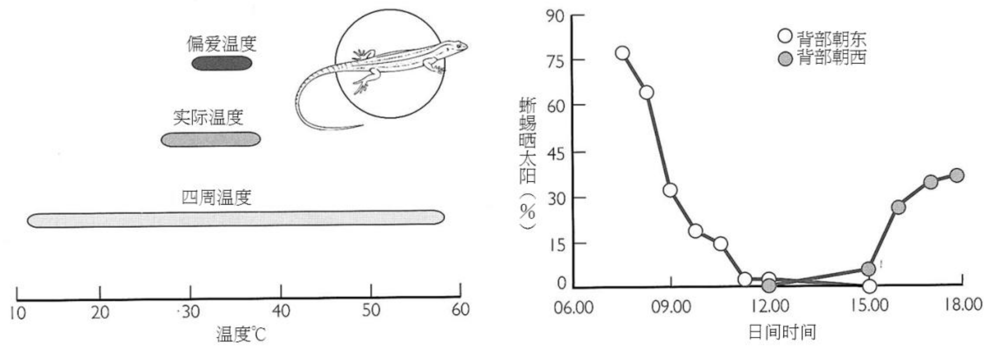
变温和恒温



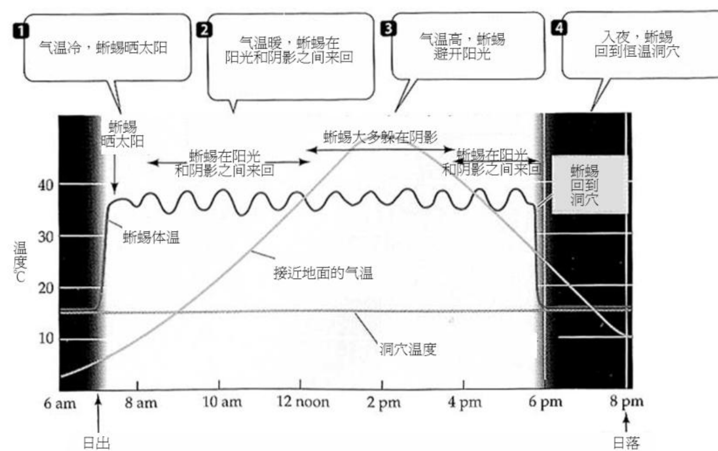
左图是有关变温动物和恒温动物。横轴是环境温度，外界的摄氏温度。直轴是体温。小鼠保持体温在不错的 37℃，蜥蜴的体温随着外部环境而波动。

蜥蜴在一定程度上，实际上以行为控制体温，而小鼠这些动物每天都有体温循环。非常粗略的对比：恒温动物保持恒定的体内温度，变温动物的体温波动。

蜥蜴有偏爱的体温，稍为低于小鼠，大概是 35℃左右，相等于华氏 88 至 95 度之间。蜥蜴身处的环境温度有相当大范围。如是在实验室创造可控制温度的环境，蜥蜴会来回徘徊，直到它满意才安定下来。自然界的实际温度比外部环境的温度范围更窄。

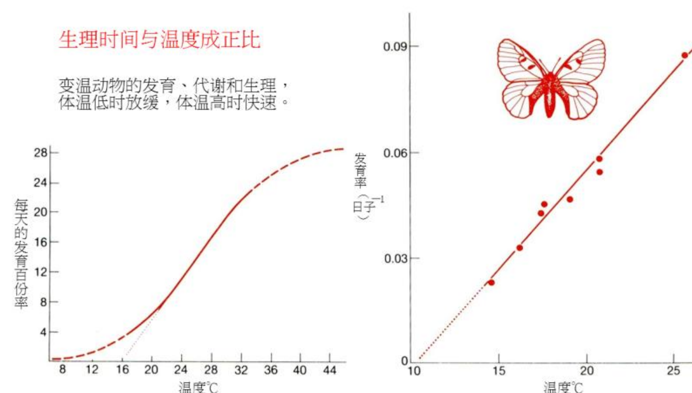


蜥蜴要晒太阳，为了维持体温高于环境温度；早上背向东，下午背向西。中午太阳在正中时，蜥蜴不会移动。



蜥蜴保持温暖，因为要跑得快，在夜间体温降低。爬虫学家捕捉蜥蜴，知道呆坐石上的蜥蜴会跑得飞快，这是蜥蜴摆脱天敌的本能。

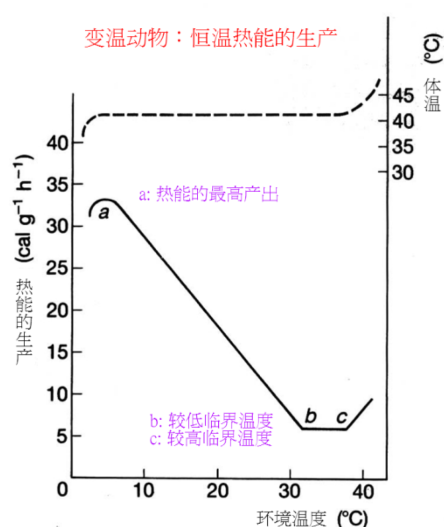
因此蜥蜴早上晒太阳，提高体温；然后日间在太阳和阴影之间来回移动，维持体温在摄氏三十多度，晚上回到洞穴。变温动物调节体温，不是调节内部生理，而是在太阳和阴影之间来回移动。



这对于变温动物极为重要，尤其是小体积的动物；体积越小，表面面积和体积的比例越大，热能吸收和消失更为迅速。这个概念是生理时间。生理时间与温度成正比。这是例子。

这是一天二十四小时发育标准阶级的百份比，取决于温度。如把每天的速率与温度划成图表，得出的直线意味着时间与温度成正比。温度越高，发育越快。

这意味着有趣的生态，一方面，许多食肉动物是恒温动物，不会有变温的反应，可以到处迅速乱跑。鼩，鼠，鸟以及很多吃昆虫的动物对外部温度相当不敏感，可以在任何温度活动。变温的昆虫体积小，无奈只得在低温时放缓发育，高温时迅速成长。这对昆虫的种群动态和天敌／猎物的关系有连锁效应。



变温动物如何应对环境温度？图片是变温动物模型的体温。有一个温度上限。如环境温度长期高于上限，变温动物不能再调节温度，体温会上升。

在炎热的一天，坐在撒哈拉沙漠，人体会调节体温，直至外部温度稳定在华氏 110 度以上，调温功能（例如流汗）开始失效，体温上升；时间久了，人会死亡。

如环境温度低于下限，体内开始生产热能：在细胞层面直接燃烧脂肪，哆嗦冷颤等等反应。体温得以保持稳定，直至所有生理机制生产最大热能。如外部温度进一步下降低于这一点，体能跟不上，人就会冻死。

可以看到有一个范围的环境价值是可以应付的，超出这范围就不能应付。这是演化而来。

不同恒温动物的绝缘血管流量有什么不同变化，如何选择小气候，发抖和蜷缩。谈到绝缘。把冷藏的海豹切为两边，看到外层横截面的三分之一是脂肪。非常好的绝缘体。座头鲸和蓝鲸都是一样。保温是非常重要。熊要保温，人类也要保温，有皮下脂肪作为绝缘体。

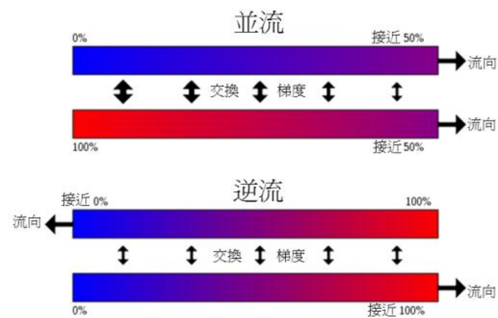


我们都知道发抖和蜷缩是什么一回事。国王企鹅[202]也蜷缩。这企鹅的生活方式很奇怪，只选择在南极大陆一处空旷地方产卵，夏季暴露在阳光之下。企鹅的孵化期是六个月，之后还要喂养。国王企鹅照顾子女时要温暖，父母来回浮冰边缘以猎捕鱿鱼；冬天时浮冰冻结一起，数以百计的巨型企鹅蜷缩围成大圈，挤在一起。南极飓风以华氏零下 40，50 度吹袭，企鹅形成个不断移动的围圈，外面的想尽办法向里面挤，稍稍温暖的内围企鹅被推到外面。这是企鹅的蜷缩。

[202] http://www.penguin-pictures.net/emperor_penguins.jpg

如何调节体温

看看演化如何导致一些生物适应和调节内部环境。逆流热交换器这典型例子说明如何内部环境保持不变，尽管外部环境差异很大。



基本运作原理是这样的。图片上半部是两管并流同一方向，两管之间的热能交换是从多至少（以双箭头的大小表达）。交换效率最高只接近 50%。图片下半部是两管以相反方向逆流，两管之间的热能交换维持稳定（以双箭头同样大小表达）。到最后，交换效率接近 100%。

暖融融的动脉与静脉并行同一方向，血管之间有热能交换，最终温度相同。如生理和形态的安排是动脉与静脉的流向是相反方向，动脉血液从静脉吸收热能，维持本身的温度。

同向或逆向安排，取决于是否想在体外或体内保温。大多数情况下，生物选择体内保温。人泡在水中，大腿的逆流换热器确保体内体温不会下降太多。鸭，鹅，驼鹿等等更厉害。它们站在冰水，体温保持在稳定的 98 度。

脊椎动物的肾脏利用这原理，其离子浓度发挥逆流热交换器的作用；鱼鳃也是利用氧气浓度来处理这问题。逆流热交换器是极好的工程概念，生物在演化过程中不谋而合，各自得出同样的处理方法。



沙漠羚羊要解决调节体温和水供应的双重问题。头部的血液供应与外部空气有很多接触，不会因为出汗而流失过多水份。



沙漠羚羊的体温上限是摄氏 44 度。在上限之下，羚羊不调节体温。这大体积动物在夜间降温，因此日间需要很长时间才会上升至 44 度。若是体温高于上限，羚羊的大脑会死去。羚羊必须把大脑温度维持在 39 度，而体温连同大部分血液供应却是在 44 度。因此必须把进入大脑的血液降温约 5 度。办法是让血液冷却。血液流入羚羊大鼻子的细脉网。这是一个混合血管和动脉的复杂系统，支动脉和支血管形成精妙的平行网络，微温的静脉血进入这细脉网，热能经由脉管壁渗入邻近较冷的动脉血，升温的动脉血回流肌肉，完成热能交换。羚羊因此可以一方面把脑部温度稳定在 39 度，而体温却保持在 44 度，每天可省下排汗 0.5 公升。



黄鳍金枪鱼也有逆流换热器，防止低温冷海水从静脉血液抽走热能。海水有很高的热容量，能够从鱼鳃的血液供应抽走大量热能。

黄鳍金枪鱼必须保持肌肉的温度在摄氏 37 度，才可以只需七天从三藩市游泳来到东京，每小时泳速可达 45 公里，爆炸性时速可达 100 公里，体重可达 125 公斤。

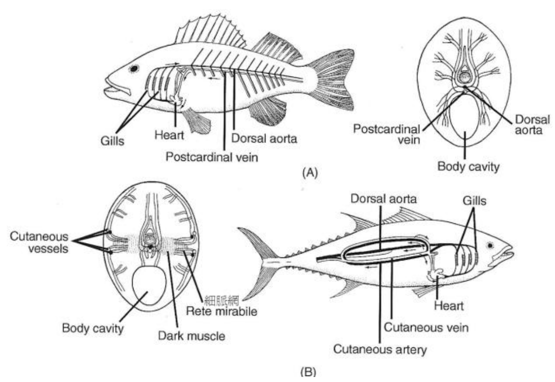
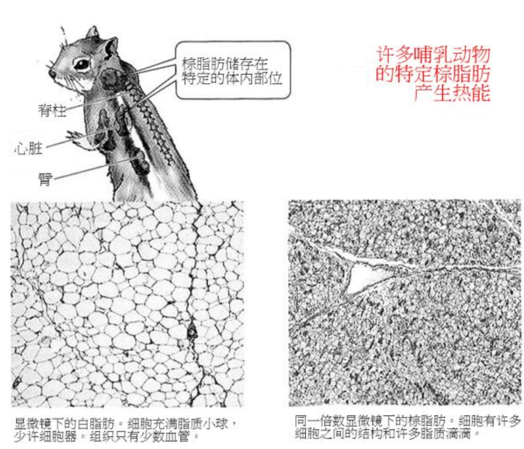


图 A 是大口黑鲈。可视之为金枪鱼的祖传条件。图 B 是金枪鱼改变了祖传条件，皮下血管形成细脉网。动脉通过细脉网时，通过热交流作用收回肌肉的热能，效率可高达 97%。因此，身体外部的血液温度是环境温度，体内温度维持在高于环境温度摄氏 10 至 20 度，肌肉得以保持高效能。

哺乳动物，特别是小体积哺乳动物，利用棕色脂肪来保持体内温度。这是细胞适应，不是器官的形态适应。细脉网或逆流换热器才是器官的形态适应。



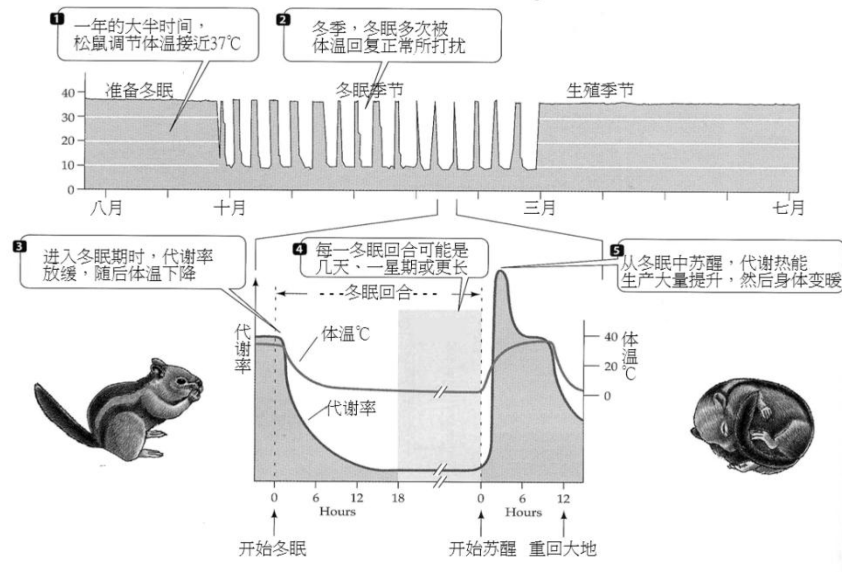
显微镜下的白脂肪。细胞充满脂质小球，少许细胞器。组织只有少数血管。

同一倍数显微镜下的棕脂肪。细胞有许多细胞之间的结构和许多脂质滴滴。

松鼠身体有特定地方储存棕脂肪。左、右图是白脂肪和棕脂肪的同一倍数显微镜图片。大肚子积聚的是白脂肪。白脂肪细胞充满脂质球体和少许细胞器，组织有少许血管。棕脂肪细胞有许多弥漫性细胞结构和多个脂质液滴。

棕色松鼠的肾脏和颈背储存棕脂肪，棕色是因为脂肪含有大量的深色线粒体。如温度下降的信号进入大脑，进入下丘脑，松鼠产生一种激素把激素信号带到棕脂肪，棕脂肪的线粒体接收信号后就开始产生能量，产生热能。这机制可以上下调节热能，也是休眠状态的机制。哺乳动物中休眠是为了避免在冬季死亡。

我家院子有三，四只松鼠，九月底就不见了，四月才出现。好几个月它们卷缩在地下冬眠。大于一百克少于十公斤的中型体积哺乳类动物只能这样做。



动物准备冬眠时，体温调节接近 37 度；在地面下缩卷时会下降到约 10 度。如温度下降到 10 度左右，其他一些小体积哺乳动物可能稍低，动物脑部的温度传感器可以判断是否越来越冷，越来越危险，开始利用棕脂肪调节体温，不会冻死。

动物有时在冬天会稍稍醒来，但不会跑出来，只是醒来，翻身。如在地下有储存种子，会吃点存粮，但不会跑出来。

冬眠

冬眠是什么一回事？动物降低新陈代谢率，降低体温，大约一个星期体温可以降至摄氏 3 至 4 度。然后苏醒，吃东西，然后重做一遍。

这实际上是由生理、行为和形态监管。有些动物的脸颊可以收藏种子，有些存放在洞穴；若是需要充电，生理驱使松鼠进食，就是这样渡过了整个冬天。可以想象这大大扩展了松鼠可以居住的地理范围。

想一想表面面积与体积的比率。表面面积与身体大小的平方成正比，生物体积与身体大小的三次方成正比。体积大，表面面积的比例小；体积小，表面面积的比例大。为何细小的动物不冬眠，大体积动物也不冬眠。熊不冬眠，只是睡眠。睡眠中的棕熊很快可以醒过来，松鼠不会。

冬眠和睡眠有什么差异？差异在于体温下降了多少。棕熊睡眠时，体温从摄氏 98.6 下降到 96 或 95 度，甚至 90 度，一旦苏醒体温即会提高。松鼠的体温可以下降到 40 度。

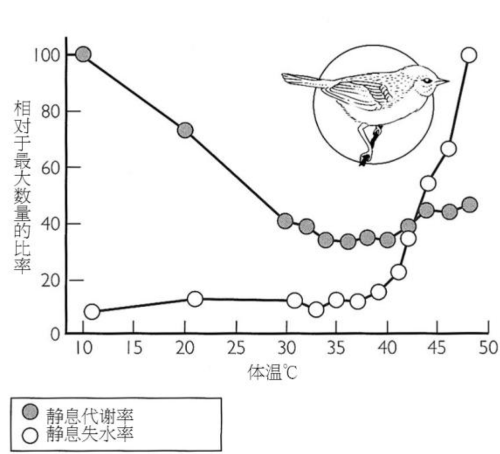
非常小的动物为何不能冬眠？是不是表面面积和体积的问题？相对于其体积，小动物有颇大的表面面积。

演化发展这些温度调节机制，颇为出色，但到了某一点，某一程度就无能为力。体重 20 克的鼩鼱有太多的表面面积，不可能调节体温。

大体积动物无法很快降低体温摆脱的热量不够快，少许脂肪已经产生热能，体温散热不够快。

有些外温事物是由细菌和真菌调节温度，例如堆肥堆。即使是摄氏零下 20 度，翻开覆雪，堆肥会放出蒸汽。堆肥有相当大的体积，表面面积不是很大，所以在冬天可以保持高温。

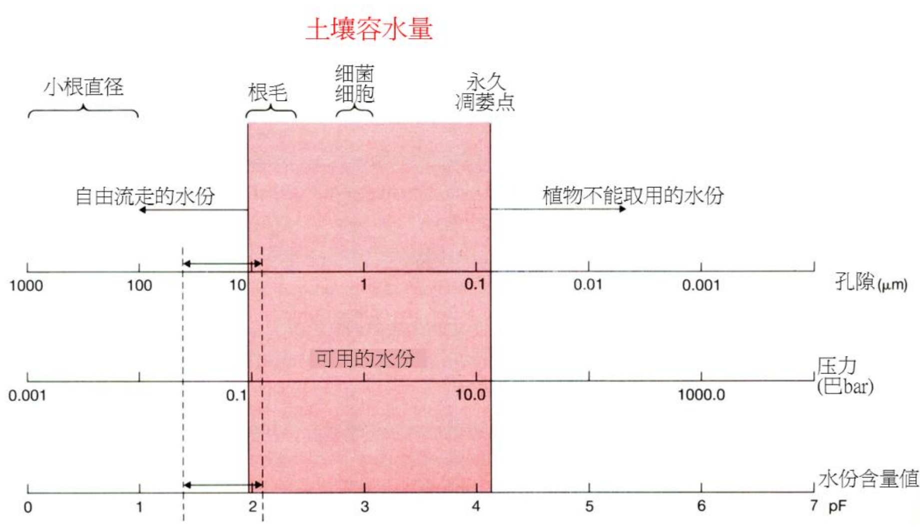
水份蒸发而流失是生理的权衡选择。为了保持体内温度而通过蒸发冷却，要有充足的水份供应。跑步或工作时觉得口渴，是要适当的平衡体内液体。



参见左图，黑点是静息代谢率，白点是静息失水率。随着代谢率开始上升，失水率逐渐失去冷却作用，体温上升至摄氏 42，43 度。小鸟陷入严重危险，因为水份蒸发不足于降温。这是生理性生态另一例子。

土壤中的水份

现在看看植物和土壤中的水份。植物需要阳光，水份，二氧化碳和其他来制造食物养活自己。水来自土壤，根部吸引水份。

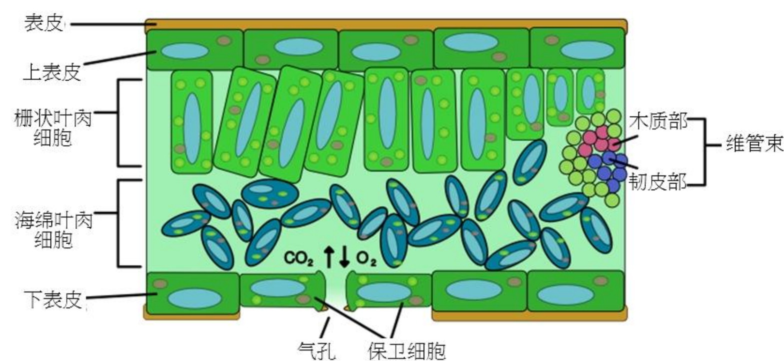


土壤有大小口径的孔隙，口径单位是「微米 μm」；1 微米是 1 米的一百万分之一。从土壤取得水份，要有压力，压力以「巴 bar」为单位，一个巴等于每平方英寸有 14.504 磅力。底部的 pF 线是土壤的水份含量値。

红色区域是植物可用的水份，可见所需压力是和孔隙口径有关。黏土的土粒小，孔隙小，所需压力大。沙质土壤土粒大，孔隙大，所需压力小。

植物经由根部吸取水份。我们轻易用吸管吮吸拿铁咖啡或奶昔，但用两米长的吸管吮吸游泳池的水，做不到。

红木或冷杉的根深入土壤，把水输送到 100 米高，这是极不容易，必须持续维持极大的负压力，才可以把水份输送到离地 100 多米的叶子，与二氧化碳结合，利用太阳能进行光合作用。



气孔是树叶的进出口，一些保卫细胞调节气孔的直径。二氧化碳进来，氧气出去。负责输送的维管束有木质部与韧皮部。

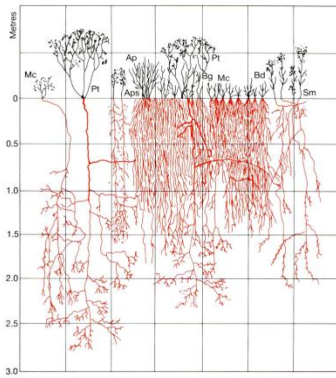
水份在叶子内蒸发，产生蒸腾牵引力（拉力）。随着水份蒸发从气孔走出去，产生引力把细胞的水表层拉回孔隙的细胞壁，形成有极大张力的凹样半月板。

如 L.J. Henderson 所言，水有惊人的特性。水有惊人的表面张力，可以爬上玻璃杯的边缘。这是由水份子之间的氢键所造成，美丽的小 Y 形结构，实际上液态水是一层又一层已经形成氢键的水份子。

表面张力把凹样半月板拉回去。数十亿这些东西产生的力量，足够强大到把水份从根部传输到 100 米。木质部负责传输，有非常小的直径和强壮。否则木质部内部形成泡沫，水锥会因为空蚀效应被压碎，顶部叶片干涸至死。

这是植物吸水生理的简单说明，实际上是复杂得多，但已足以说明问题。演化在三、四亿年前才解决木质部和韧皮部的问题，此后一直在很大程度上完善。

从草原土壤的横切面可以看到植物的个体生态，以及与其它植物的竞争关系，竞争是为了透过根部争夺水源。



在多年平均雨量后，短草草原的根部生长

有些植物的根部可以深入地下，有些很浅；植物把土壤环境分成不同吸水地区。顺带一提，蚯蚓也是分区的。有些植物是非常厉害的竞争对手：来自澳大利亚的桉树和来自澳大利亚北部，新几内亚和所罗门群岛的木麻黄树已引进世界各地。我到过科西嘉岛的田野实验站，柏克莱校园和乌干达中部，四周都是桉树。世界各地都栽种这种树木，桉树从土壤汲水的能力非常厉害，可以把地下水位降低，令上层土壤变成沙漠，足以杀死任何竞争对手。木麻黄也是杀手，其优势在于根瘤可以固定氮素，因此可以生长在很多其他植物不能生长的地方。因此，这些树木传播得很好。



非洲 Kalahari 沙漠的金合欢树[203]，树根可以深入地下 46 米，超过 150 英尺，可以把水份输送到它 20 米高的树顶，地下

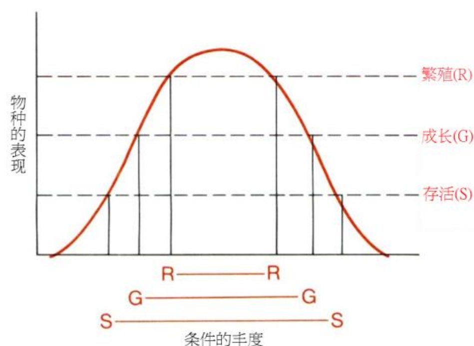
这些生理适应不仅影响个别生物的生存和繁殖，也影响周边的生物，适应得好的生物会损及适应不那样好的。

河流出口的环境长满了植物，是地球上最具生产力的生态系统。大量落叶和死去的藻类掉到河口的底部，然后分解，分解细菌用光了氧气。



有红树林生长的河口，这里的土壤底层是黑色泥巴，含硫化氢，臭鸡蛋一样臭。这是非常恶劣的生长环境，植物的根不能取得氧气。多细胞植物的细胞一直在带氧环境中演化，如今如何适应没有氧气的危险环境？红树林具有这些形态适应。树根突出像小虹吸管，可以吸入空气中的氧气。身处黑暗环境的根部没有叶绿素，不能内源制造氧气，必须从大气中取得。红树林做得到。

生态位

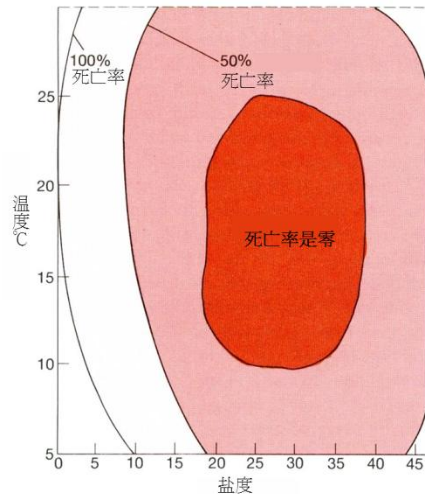


总结一下，要点是任何生物，无论是植物或动物，变温或恒温动物，病毒或细菌，蓝鲸或红木，都满是生理和形态的适应，决定了生物能够生存和繁殖的范围和资源条件。作为一般性的概念问题，可以总结为**生态位** ecological niche 形式。环境变量影响物种的表现，例如温度、氧气浓度、pH 値等等。物种可以在变量的一定范围内繁殖(R)，个体可以成长

[203] http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/b/b4/Acacia_Negev.JPG/280px-Acacia_Negev.JPG

(G)的范围更为广阔，个体可以存活(S)的范围最为广阔。

生物可能探索一些本身无法成长的环境，有一些环境生物可以成长但无法繁殖，有一些环境是如鱼得水，能够完成生命周期。



这二维生态位图是研究沙虾 Crangon 存活的实验数据，说明盐度 25-37%和温度摄氏 10-25 度的范围内，死亡率是零。

可以把这进程多推一步，加上第三维，第四维，看看生物可以在什么可能范围存活。斜率曲线表示有互动。上图所见，死亡率为零的盐度范围稍稍受温度范围影响。

生态位是多维超体积。上图只是二维图，可以扩展到三，四，五，十以及多维。这是人类发明的智力工具，以了解生物如何演化来处理环境问题。这工具是用来提取关键特征。

这些维度可以视为非生物性和生物性。非生物性维度包括温度，盐度，湿度，氧气，二氧化碳，pH 値。生物维度包括天敌，竞争对手，病原体，互利共生的生物；以上这些会共同演化。因此，一个物种的生态位是与其他物种的生态位共同演化，所需时间是演化时间的比例。

世上的生物演化不会对地球的温度分布有很大影响。生物变量不会导致非生物变量的共同演化反应。这些都是强加于过程的事物。

若是有天敌／猎物，或寄生虫／宿主的互动，或是两个竞争者对峙，双方可以繁殖和存活的生态位超体积会因为双方的共同演化而改变。

这即是说生态位不是预先存在的模具，等待生物倒入。演化创造了剧场，也创造了角色。在戏剧上演时，演化正在改写剧本，重新塑造演员，加入新演员，重新设计道具，重新装饰剧场。这是一个很长的剧目，有很多主角。

如果认为生态位是静态，这只是录像或电影的一张硬照。生态位是真正动态的东西。

下一讲讨论种群增长，以及密度如何影响种群增长。

第二十六讲：种群增长：密度的效应

理解种群增长，生态学优而为之，有直觉的美妙感觉。要掌握种群增长，重点是「乘法」。有一定数目的东西，正在生产更多的东西，第二回合的数量是与第一回合的数量成正比：这东西自我相乘。要把弄一下这过程才可以牢牢记住。

复利

今天先谈论与密度相关的增长，基本上是复利计算。如无限期增长，复利收益以倍数增长，我们都会很富有。

当我在瑞士当教授，向瑞士人解释：大学始建于 1460 年，如当时投资 100 瑞士法郎，以保守的瑞士利率 4%计算，到了今天，这笔投资大于整个地球的国内生产总值。他们认真的对我说：「啊，你忘记了拿破仑。」什么都一笔勾销。

基本论点是复利很快产生一大堆东西，而乘法的增长率是快于利率的算术差。以下图表说明利率的小小差别可以产生巨大的差异结果。

利率	倍增所需時间	$100 投资 70 年後可得
1.00%	70 年	$200
5.00%	14 年	$3,200
10.00%	7 年	$102,400
10x		512x

这是银行帐户的算法，同样可以用于生物和种群。从上图可见，利率从 1%增加十倍至 10%，70 年后的收益增加 512 倍。

种群增长

利率的细微差别导致结果有重大差异。稍后会见到种群的利率是出生率和死亡率之差别。稍稍调节出生率和死亡率，增长速度〔即是种群的利率〕有很大差别。

b= 人均出生率

d = 人均死亡率

r = b-d = 人均增長率

种群有 N 个生物，这即是 ***dN/dt = rN***

斜率= rN

再谈谈倍增时间的数学，开始熟悉上图的符号，经常在种群动态学与生态学用到。B 通常指出生率，D 为死亡率，增长率是出生率减去死亡率。

有 N 个生物体，写下最简单的微分方程，这就是种群变化率等于增长率，乘以生物的数目。

这即是说种群增长的斜率是 rN。如 Y 轴是生物体目 N，X 轴是时间，看起来就是上图。在任何时间，种群不断飞跃增长。增长率这指数过程是与〔增长率 x 生物数目〕，即是这关系的斜率。

$dN/dt = rN$ -> $dN/N = rdt$；两边积分得出 $ln(N) = rt$ +常数；两种指数化，积分常数定为等于开始时的数目 N_o，得出 $Nt = N_oe^{rt}$。

这也是基本的复利公式，可以用于银行账户，也可以用于生物。

如增长率为 r，要多久种群可以倍增？倍增時间是 td，N_o 是开始的数目，N_{td} 是倍增的数目。$N_{td} /N_o = 2$。要滿足這情況， $2 = e^{rt}$ $ln(2) = rt_d$ $t_d \approx 0.69/r$. 简单算法：利率%除以 69=倍增時间；如用近似値計算：利率除以 72=倍增時间。

以下是智力习题。假设兔子的无性生殖种群全由雌兔组成，各自成长三个月即可生殖，生下两个子女后死亡。即是每三个月增加一倍。所有后代全部存活至生殖期。成年兔体重一公斤，增长与密度无关。每只兔子占地 100 平方厘米，一米的十分之一。

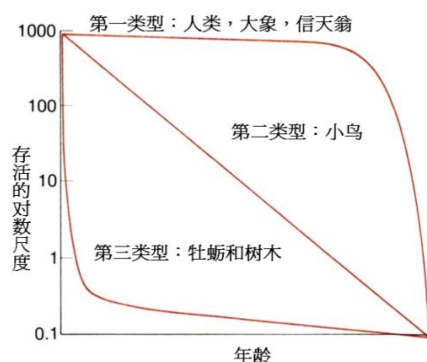
需要多长时间兔子覆盖高度有两公尺？大家会很惊讶并不需要很长时间。覆盖高度六公尺要多久？还可以不止于此。要多长时间这膨胀毛球可以超过光速？在这一刻，毛球的直径相等于多少个地球轨道？我算过一次，答案是大约七百五十十年，大概相等于木星的直径。

还可以追问要多长时间会到达引力塌缩成为黑洞？我认为这在毛球达到光速之前已经发生。因为已超过太阳的直径。这荒谬例子的要点是指数增长迅速会变出很多东西。噢，没有提到兔子从那里找到食物。增长速度的微小变化造成后果有很大差异。

倍增时间是思考增长率概念的非常方便方式：增长率的百份比除以 69 得出倍增时间。

这公式没有年龄结构，只是假设各生物的生殖和死亡都有相同的概率。这是不正确的。

年龄结构影响增长



最明显的是不同年龄的生物种群的生殖率和死亡率各有不同。较为现实去处理种群动态，应要考虑年龄结构造成的差别；换句话说，研究人口学。

未成年生物不会生殖，年老生物的死亡概率高。有时，新生儿有很高的死亡概率。环顾世界，可以看到大致上有三种不同类型的存活曲线。X 轴是年龄，以在算术尺度表达；Y 轴是存活的对数尺度。看看第三类型的存活曲线，0 岁的数目明显下降，出生不久之后只

剩下一个。半对数图有一条直线，意思是在特定的时间间隔，有固定的死亡比例。第二类型是例子。

第一类型看来有很不错的生活，直到老去，迅速老化。这类型的曲线包括人类，大象和信天翁等等。小鸟和水螅有第二类型存活曲线。牡蛎，树木和兰花有第三类型存活曲线；它们制造惊人数量的种子，大部分种子死去，但如长到成年，前景是相当不错。上下两条曲线的平坦部份说明这一点。

环顾世界，不同生物的人口统计有相当多的持续变化，如仔细分类可以看到一些极端例子，有助了解生物遇上的种群动态多样性，以及选择压力的多样性。

为了方便分析，要懂一点人口统计的符号。我逐一介绍时，会指出可能绊倒初学者的一些关键问题，以确保各位牢记重要的区别。

x = 年龄

t = 時间

p_X = 從 x 存活到 x+1 的概率

l_X = 从出生时存活到年龄级别 $X= p_0 p_1 p_2 \ldots p_{x-1}$

m_X = 在年龄级别 X 每雌性生物的雌性后代= b_X

α = 成熟的年龄，即是第一次生殖的年龄

Ω = 上次生殖的年龄

r = 种群增長率

R_o = 雌性後代的預期寿命=净生殖率=每一代的增长率

$\lambda = e^r$ = 每時间单位的增长率

先要区分年龄和时间。2009 年的 62 岁和 21 岁有区别，过去二十年发生了什么事？同一时间有不同年龄的人，在不同时间有同龄人。所以 x 追踪年龄，t 追踪时间。

对存活有两种看法。其一是 p_X: 从现在到明年或下一个时间单位的存活概率，视乎选择的时间尺度单位。

其二是 l_X：从出生到年龄级别 x 的存活概率，即是从出生到 1 岁，1 至 2 岁，2 至 3 岁等等到现在为止存活概率之总和。

m_X是 x 年龄的雌性有多少子女。α 是成熟年龄；Ω 是上次生殖的年龄。人口学的「成熟年龄」不是指有第二性徵或生育能力的年龄，而是第一名子女出生的年龄。

r 是种群增长率，是出生率 B 减去死亡率 D，这是那一刻的人均种群增长率，相当于银行利率。

R_o是雌性後代的預期寿命。人口学往往只跟踪雌性，因爲雌性是限制增长率的性别，其生殖率决定种群增长率。因此 R_o是每一代的增长率。$\lambda= e^r$ 是每時间单位的乘数增长率。

以上的一切是根据生命表计算。生命表是会计工具，有点像天择，但这不是重点，我想强调的是生命表不是看似那样的简单。

生命表基本上是出生和死亡的枯燥会计，但影响深远。正如自然选择是基于四个很简单的条件，但仍然创建了所有复杂的事物，例如大脑和肝脏等等，生命表虽然表面简单，实则复杂。

生命表至少有以下三项。（一）l_x是出生到年龄 x 的存活概率。（二）b_x或 m_x是年龄 x 雌性的雌性後代的数量。（三）$l_x m_x$是存活到 x 和有 m_x后代的概率。

因此，所有年龄 x 的 $l_x m_x$是每一雌性終生的預期雌性后代数量，即是计量种群增长的 R_o。

生命表				
x（年龄）	p_x（存活）x->x+1	l_x（存活）0->x	m_x（出生率）	$l_x m_x$
0	0.50	1.00	0.00	0.00
1	0.50	0.50	1.00	0.50
2	0.00	0.25	2.40	0.60
				R_o=1.10

举一个简单例子：追踪的对象全都不能活过三岁，所以最终的存活率是 0。但既然全都出生了，所以出生的概率是 1；活到 1 岁的有 50%，活到 2 岁的有 25%。p_0 x p_1 = 0.25。

这些生物在 1 岁时成熟，生殖能力越来越好，到 2 岁时每名雌性有 2.4 个后代。她们对适应度的影响是这样：有一半能活到到 1 岁，有 1 个后代；有四分之一活到 2 岁，有 2.4 个后代。这些数目相乘相加，得出 R_o = 1.10。R_o大於 1 很重要，这说明种群在增长。

若是要预测在今后几年的年龄分布是怎样？首先，新生儿的数量=各年龄级别的当年存活雌性数目 x 预期生殖能力（生育多少个子女）。其二是任何年龄级别存活的人数=过去一年年轻一级存活的人数 x 存活概率。这很简单，骗人的简易生命表，只是简单会计。

種群增長

年齡 x	p_x	m_x	N^0	N^1	N^2	…
0	0.5	0.0	10	34	17	…
1	0.5	1.0	10	5	17	…
2	0.0	2.4	10	5	3	…

这是同一个生命表，三个年龄级别各自添上 10 个生物。新生儿有 10 个，1 岁的有 10 个，2 岁有 10 个。每年龄级别的种群有一半可以存活：今年 10 个，明年余下 5 个。有小数点的当整数。这个 N 是同类种群，N^0是父母一代，N^1是子一代，N^2是子二代…。

種群增長

年齡 x	p_x	m_x	N^0	N^1	N^2	…
0	0.5	0.0	10	34	17	…
1	0.5	1.0	10	5	17	…
2	0.0	2.4	10	5	3	…

出生数目又如何？每个一岁雌性各自生育一个后代，共 10 个；每个二岁雌性各自生育 2.4 个后代，共 24 个；这就增加了 34 个。10 个只能活 5 个，24 个只能活 12 个，所以下一年只有 17 个从这一组活下来。

如此类推，每一代得出一个转换矩阵。这就是所谓 Leslie 矩阵。线性代数可以测算未来的事物。数学软件 Matlab 或 Excel 报表都可以处理。

如种群有稳定的出生率和死亡率，会有三项特点。（一）年龄分布稳定：每个年龄级别的个体保持稳定的比例。比如五岁与十岁的比例保持不变，而且是很快达致，不是立即，但相当快。

（二）年龄分布达致稳定，整个种群和各年龄级别都会以增长率 r 不断的呈几何级数增长。（三）有年龄结构的种群，其增长率与不受密度影响的种群一样：$dN/dt = rN$ (而 $r = b\text{-}d$)。

这是小鸟的生命表。这些鸟飞到我家的饲鸟器，有麻雀，山雀等等。它们的生命表看起来像这样，但都活得不长。

生命表			
x（年齡）	l_x（存活）	m_x（出生率）	l_xm_x
0	1.00	0.0	0.0
1	0.30	2.0	0.6
2	0.20	2.0	0.4
3	0.10	2.0	0.2
4	0.00	0.0	0.0
			$R_o= l_xm_x$ =1.2

l_x 是年龄 1，2 和 3 岁的存活概率。m_x 是出生率，三個年齡級別都是一样。l_xm_x 是种群增长率，每一代是 1.2。

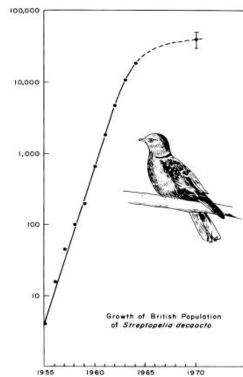
以上述为基础，可以得出几项有趣的陈述。（一）种群在增长。因为 1.2 大於 1.0。每一代以 1.2 倍增长，不是每一年。它们的**增代時间** generation time $T = (1/R_o)\ @l_xm_xx = 2.0/1.2$ = 1.67 年。這是新生兒母亲的平均年龄。

增长率 r 大约是 $ln(R_o)/T$ = 0.11。种群以复利年率 11%增长，每 6.33 年增长一倍。留意相对于 r，增长率 R 是以增代时间计算。当 $R_o = 1, r = 0$，种群只是自我替补，保持稳定。基於此，可以給出一些有趣的陳述：種群在增加；因爲 1.2>1.0，每一代增加 1.2 倍，不是每年。

（二）可以计算世代时间 $T = (1/ R_o) / l_xm_x = 2.0/1.2 = 1.67$ 年，刚好是新生儿母亲的平均年龄；人口学术语是「增代时间」。

（三）可估算增长率 r，只是估算，不是很精确。$ln(R_o)/T$ = 0.11。这种群每年以 11%增长，即是倍增需時 6.3 年。留意 R_o 是以世代時間计算，不同 r。如 R_o 等於 1，r 等於 0，即是人口保持平稳，只是自我替补。另一方面，种群有增长，年龄分佈可以保持稳定。稳定年龄分布是指年龄组别的比例；种群稳定是指种群是否只是自我更换，或是增长或衰减。

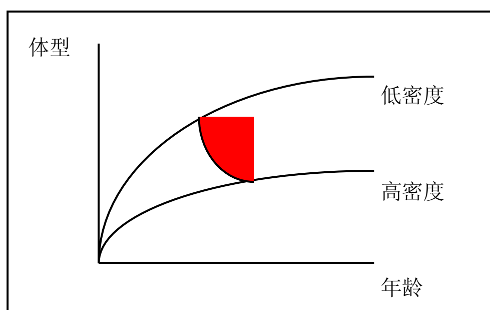
以上简介人口统计学以及生态学家和人口学家对增长率的不同概念。我要批评，不是真的批评，而是评论一些基本假设。一旦引入年龄结构，简单的动态变得复杂；加入密度，也是从简变繁。



真正的种群是否呈指数式增长？

斑鸠是从外地引入英国，从很小的种群呈指数式增长。Y 轴（直轴）的数目是对数尺度，X 轴（横轴）是算术尺度。直线显示增长速度惊人，以倍数增长。大约每隔三年增长十倍。这些斑鸠真的是百子千孙，存活得很好。但到了顶端那一点，增长开始趋于平稳。

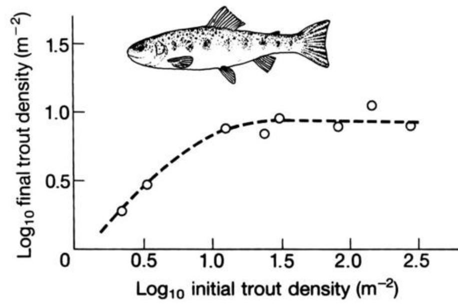
问题是日益增加的种群密度会如何影响生物个体的「人口」，出生概率和死亡概率？能否利用以上的概念来理解？



随着密度增加，成熟年龄提高，体型缩细

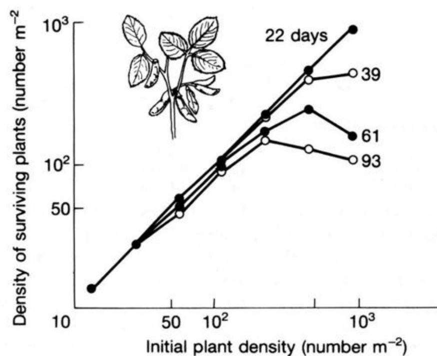
上图有两个高密度和低密度的种群：个体都是快速发育；不是种群增长，而是个体快速发育。在低密度时，随着年龄增长，体型长大；在高密度时，个体体型发育缓慢。

大家可能已熟悉生物体成熟时，年龄和体型是有反应的常规。若是从低密度到高密度，在很多情况下，基本反应是生物较迟成熟，体型较小。决定种群增长的基本特点是成熟年龄。这基本上是时间区间以复利计算，而且对密度有可塑性反应。随着种群密度上升，生物延迟成熟，而且体型较小。因此生殖能力较差，生殖期较迟，也较为缓慢。



随着密度改变的另一戏剧性发展是死亡率增加。这是鳟鱼的实验。两条轴线都是对数尺度：直轴是鳟鱼的最终密度，横轴是初始密度；曲线顶部呈水平线，表明已停止增长，或是密度已停止扩大。

在实验河床分多次撒下幼鱼，每平方米有不同的初始密度。这即是从每平方米 10 条提高到约 300；实验最终得到的是每平方米有 10 条鱼。可见有大量的鱼在结束时死亡，可以想象为物种之间的竞争。鳟鱼争夺食物，能够存活的是最善于抢食。

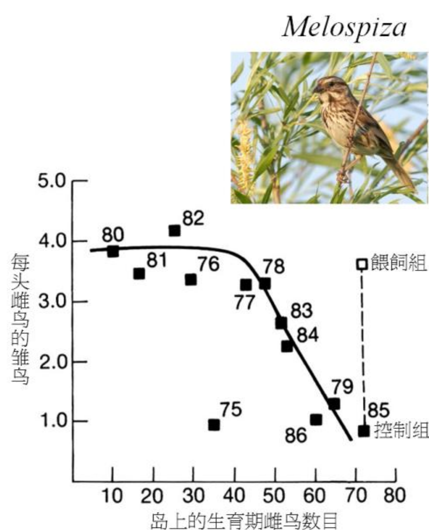


目前已经完成了有关植物的大量实验。这是大豆的实验。再一次，两条轴线都是对数尺度：直轴是存活植物的密度，横轴是；每平方米的初始数量。

直轴是栽种的数量，范围从每平方米约 12 或 15 一直至 1000。不同线条显示种植后若干日子后的植物密度：22 天，39 天，61 天和 93 天。

这「人口」过程最终导致稳定的生物量。如实验持续到收获，最终每平方米会有约 100 株。这些植物调节个别的发育，每平方厘米的地面有同样的根叶面积。

如栽种很多植物，植物会较小，叶和根较少；但无论初始植物密度是多少，如过程有足够时间，每平方米的植物材料总量最终是一样。

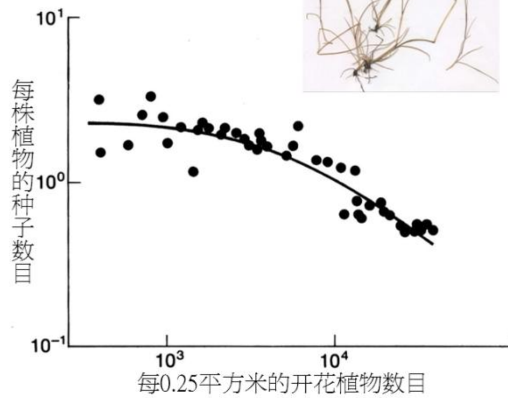


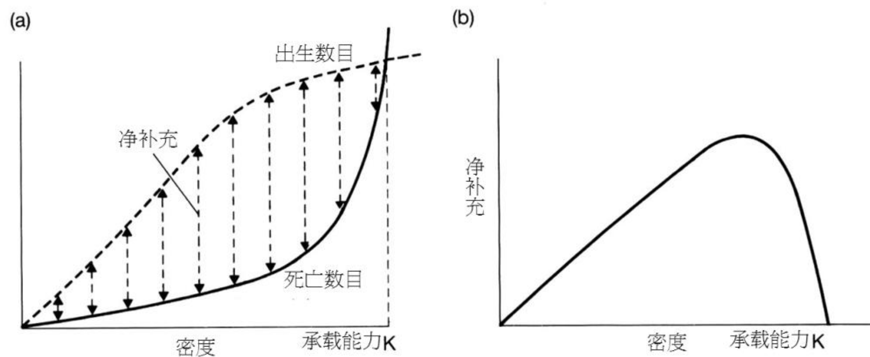
另一件事情是随着密度上升，生殖力下降，这是因为密度上升，食物竞争加剧，生物个体不能尽量取得食物，生殖能力降低。

加拿大温哥华岛外海的 Mandarte 小岛，可以观察麻雀的自然变异。直轴是每头雌鸟的子女数目，横轴是岛上的生育期雌鸟，曲线是年份。可以看到随着生育期雌鸟的数目增加，孵出的幼鸟数目减少。1985 年，科学家做了一项实验，为麻雀多加食物，看看是否可以操纵自然变异。1985 年数据显示有额外食物的麻雀可以孵出几近四头幼鸟，没有额外食物的只孵出一头幼鸟。两批雌鸟孵出后代的差异是三名，这是种群密度的影响；操纵实验表明食物是影响的机制。



鼠茅草是荷兰的沙丘植物，长于北海的沙丘。植物长得越拥挤，单株植物的种子数量减少。这是在大自然发生的事情，表明密度的影响是非常真实，也相当戏剧化。

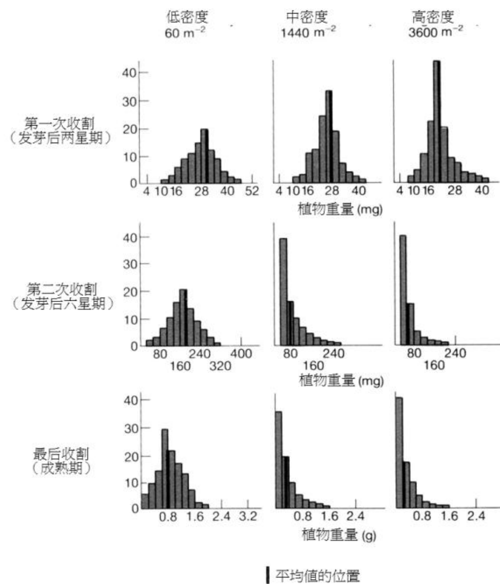




这些效应可以合并。如合并出生数目和死亡数目，这即是从 0 到 K 的密度。(a)图的实线是死亡数目，随着密度增加而增加；虚线是出生数目，随着密度增加而减少。两线的空间面积是净补充，在某些中间点的出生和死亡数目相差最大。图中可见密度是 K 时，补充是零。K 点被称为承载能力 carrying capacity。在密度-依赖的调节下，种群数量增加，直到达到承载能力 K 点，就会停止增长。在 K 点，种群增长为零。



随着密度发挥影响，种群的个体其体积分布也起变化。以下用亚麻的有趣实验来说明密度增加对生物个体的影响。



实验开始时有低，中，高密度三组。发芽后两星期有第一次收割，各组的植物重量分布非常相似，都有不错的钟形曲线。六星期后有第二次收割，中，高密度两组有明显偏差：更多较轻的植物，重量级的少很多。最后收割是在播种 12 周左右，低密度组开始有一点点歪斜，但中，高密度组有极大的偏差。

随着密度增加，就会发生这些事情。鳟鱼实验和鼠茅草实验，结果都是有更少的大块头，更多的小不点。这是相当普遍的模式。

还有物种内竞争。有些个体长得比别的更好，导致这些体型大小和发育的分布。竞争越多，几个大块头和很多小不点之间有更大的偏差。这意味着，竞争导致不对称。不对称是数量的偏差：只有少数个体能够存活和生殖，多数个体死去和没有生殖。

在许多情况下，大块头的数目是相对稳定，而小不点的数目有更广泛的差异。这是「最后产量衡值法则 law of constant final yield」。从鳟鱼实验可见在不同密度的溪流放鱼种，最终得到的数量大致相同。这可能是存活的大块头数目，众多小不点已被挤出。

这是演化的结果，是种群动态和天择的直接联系。并非所有出生的生物都可以存活和生殖，有些挨饿或被挤出。活下来和可以生殖的也不必是壮健的大块头。许多大块头其实条件很差，几乎没有后代。物种内竞争极为影响生殖能力和生殖成功率，意味着只要物种内竞争导致生殖和死亡的偏差，这就产生了天择的条件。似乎生态有内部过程，拱手为天择提供了条件。

我之前提到加州沙丁鱼渔业在 1948 至 1955 年间崩溃的案例，至今还未复苏。崩溃是因为情况影响了以太平洋浮游生物维生的幼鱼，不是因为渔业滥捕成年的沙丁鱼。这说法已被证实。

越来越少幼体补充成体种群，个别成体面对较少的种内竞争，反应就是多吃一些，发育得更快，可以更多生殖。最后一艘渔船拉上最后一网，决定停止捕捞，渔民捉到极少数，但体积庞大的沙丁鱼，约一米长。

这些沙丁鱼可以长得那么大，因为释放了种内竞争。如能够重新建立渔业，有大量幼鱼补充种群，幼鱼成长后的体积会缩小到以往。这是依赖密度的种群增长如何影响美国加州沙丁鱼种群。

种群受限于很多东西，不止是食物的限制，还受限于繁殖地点，空间和许多有限的资源。随着种群密度增加，个体依循反应的规范转移：减少发育，体型较小；长大为成体时，体型有更多变化，生育能力较低和有较多变化，死亡率较高和有较多变化，因为要面对密度依赖。

成功的物种是栖息地和生态系统的优势物种，然后种内竞争往往比种间竞争是抑制增长的更重要因素。既然占主导地位，数量必然丰富，个体的平均互动是与同一物种，而不是另一物种的个体。在这情况下可以预期有种内竞争产生种种所有可能是重要的影响。如果是罕见物种，或者种群密度低，情况可能是相反，与其他物种之间的相互作用可能产生这些影响。

但无论是种内或种间的互动，对已增加的整体密度的影响可能在质量方面是十分相似：减少发育，成体更小，生育能力降低，死亡率较高，以及所有这些参数有更多变化。

下一讲讨论物种之间的竞争。余下的时间我很乐意回答任何问题。

没人发问，即是一切都解释清楚，各位都可以解释清楚。太棒了。我有这样的经验：我在英属哥伦比亚大学念研究生的第一年，被请去当统计课程的助教。当时是一月。

我接手后发现尽管上学期课程是由名教授主讲，他讲课引人入胜，谈吐得体，深受尊崇，但学生实际上对统计学知之甚少。

问题是学生以为教授说得这样清楚，他们明白了一切。情况并非如此。直到他们要自己解释，才发现无法解释，于是恍然大悟。

参考阅读：彭仁君〈種群與種群增長〉

第二十七讲：种间竞争

今天谈论**种间竞争** inter-specific competition（物种与物种的竞争）。上一讲说的是**种内竞争** intra-specific competition（物种之内竞争），看看密度影响种群增长。

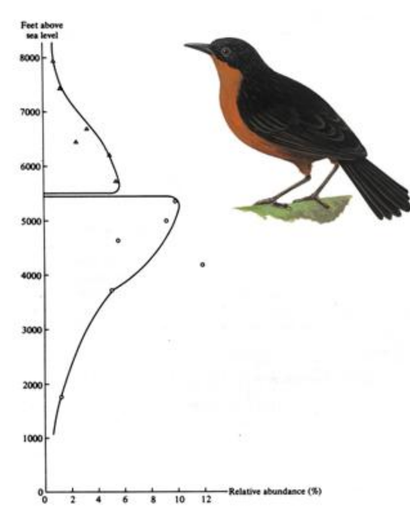
如个体在其从受精卵到成体到生殖的一生中遇上种群密度增加，效果会是降低发育：成熟时体型较小，子女较少。通常情况下，下一代的质量较低，种群死亡率较高。这是种内竞争的一般影响。然而，动物和植物不是生活在只遇见自己人的世界，而是往往生活在复杂的生态群聚。我们要了解在复杂群聚发生什么事。

种间竞争的概念

先展示一些经典的描述方式，然后说明一些实验以证明竞争，提出抽象的概念框架，然后回到竞争的复杂现实。

思考物种之间的相互作用时，只需使用简单的逻辑。以前已提到：「写论文不要害怕使用简单的逻辑。」群聚中的生物相互作用可以有简单逻辑。

竞爭只是物种之间的一种互动		
物种 A->物种 B	物种 B->物种 A	
—	—	竞爭（Competition）：兩物种因竞爭共同资源，双方利益受损。
—	**0**	片害作用（Amensalism）：一方利益受损（寄生或掠食），另一方无影响。
+	—	掠食（Predation）：捕食者（Predator）与猎物（Prey）。 寄生（Parasitism）：宿主（Host）与寄生物（Parasite）。 放牧（Grazing）：草食性动物捕食植物（例如草）或其他多细胞生物（例如藻类）。放牧不同於掠食，因爲被吃的生物体沒有因此被殺害。
+	+	互惠共生（Mutualism）：双方從互动中得益。
+	**0**	单惠附生（Commenalism）：一方有利，另一方无影响。
+（有利影响）　—（有害影响）　0（沒有影响）		



实证

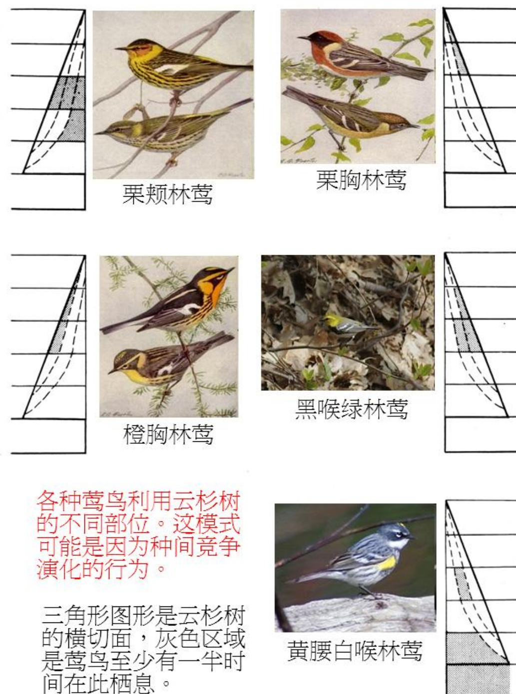
有一些自然史模式令生态学家相信种间竞争的重要。贾德戴蒙 Jared Diamond 在新几内亚观鸟，发现有多个画眉鸟（岛鸫）的物种，有两个是同一属。通常，同「属」的物种生态非常相似，吃的东西往往非常相似。

有趣的是这两物种各自盘踞不同海拔的山坡，各自在本身的地盘数目越来越多，然后双方在海拔约一英里山坡相遇时，突然不见迹影。看来是两个物种互抢地盘，在数量最多时顶住了对方。

这是启发性模式。这边界没有证明是有种间竞争的理由。各位有什么想法？可能双方各自有打掉对方的疾病。可能一方可以抵抗吃鸟蛋的掠食者，另一方无法抗拒捕食者，反之亦然。

可能是很明显的竞争。如果没有实验，不知道是什么原因有这一条明确的分界线。有些暗示，看起来可能是竞争。

各种莺鸟利用云杉树的不同部位。这模式可能是因为种间竞争演化的行为。



Robert MacArthur 博士论文是研究莺鸟。左图要留意的是不同品种的莺鸟使用云杉树的不同部位。三角形图形是云杉树的横切面，灰色区域是莺鸟至少有一半时间在此栖息。栗颊林莺利用中部和下层内部，橙胸林莺使用外部中间三分之一，栗胸林莺使用上部三分之一，黑喉绿林莺使用内部，黄腰白喉林莺使用靠近地面的内部。

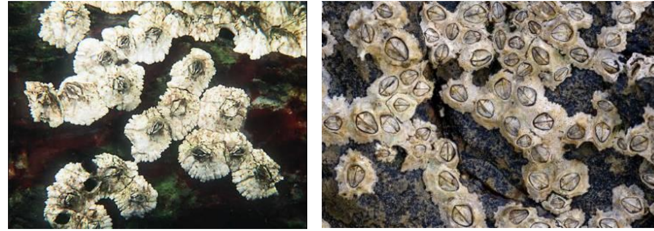
看起来北美的莺鸟瓜分了云杉树，各自使用一部份，彼此不用碰见。这是有趣的观察，仔细想一想，这意味着莺鸟会遇上更多的种内竞争；避免了种间竞争，更多种内竞争。

如果认为「嘿，这已经引起了竞争」，这是无形中假设这些关系是如何强大。这是说种间竞争比种内竞争重要。这模型带着暗示，但未被实验证实。

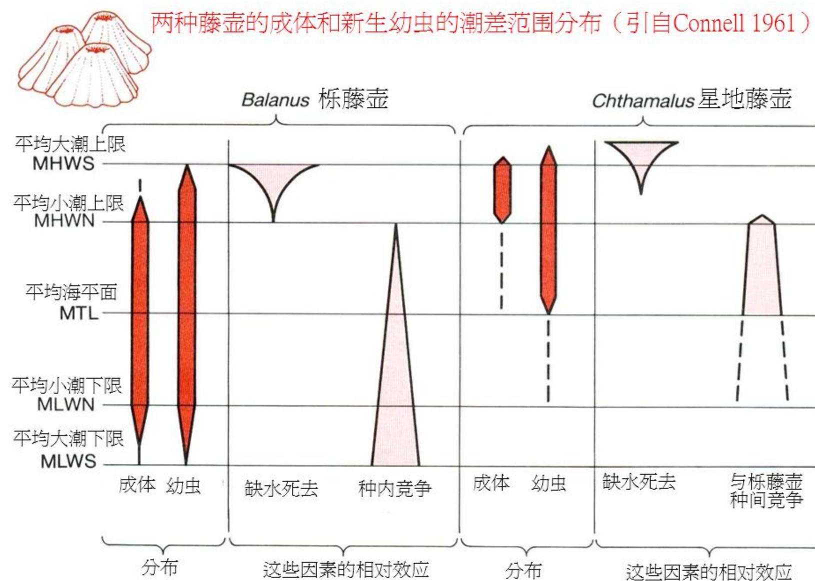
这些各种各样的模型启发 Evelyn Hutchinson 提出观点，以解释为何地球有这么多物种。他说，长期以来演化会产生物种以塡满这世界，物种越来越懂得更好利用遇到的资源，地球可以承载多少生物，是受限于物种的数量。

与 Hutchinson 同一时代的 Garrett Hardin 等人阐述所谓的竞争性排斥原理：两个对资源有相同生理需求的物种无法均衡共存于同一地方。这假设的背后是认为目前的均衡是经过漫长时间建立，竞争性排斥原则适用于此。这意味两个物种不能占据完全一样的生态位（上文的莺鸟和画眉的例子），多样性主要取决于竞争，而不是掠食或疾病等等。

看看大自然在何种程度上曾偶而证实这些想法。加州大学名誉教授 Joe Connell 有一项实地试验，显示两个物种之间的竞争确实很重要。



Connell 在苏格兰爱丁堡大学的博士学位论文是研究苏格兰潮间带岩石的藤壶，特别对比大体积的栎藤壶 Balanus balanoides（左）和小体积的星地藤壶 Chthamalus stellatus（右）。



他实地操作实验，发现栎藤壶的大体积幼虫分布在颇大的潮差范围，从平均大潮下限到平均大潮上限。每月一次大潮涨到最高位，栎藤壶幼虫可以分布在整个潮差范围。然而，栎藤壶对缺水敏感，这些幼虫长大后，很多因为缺水而死去，所以栎藤壶的范围上限降低，但在此之下的潮差范围活得很好，但面对的问题主要是其他栎藤壶互相排挤（图片右二柱的尖锥形）。

当两个发育中的藤壶彼此相邻，其中一个可以潜行到另一个的底部，撬开同胞让它掉下来。藤壶的样子看来像非常沉闷，缓慢移动的石头，但实际上为了争取空间而有一点点的直接竞争活动。

星地藤壶是小人物，唯一可以做得到的是在潮间带高潮部分的干水地区寻求庇护。幼虫可以在藤壶不能生存的干水地区存活下来。星地藤壶面对的问题主要是在潮间带低潮部分被栎藤壶压挤，窒息和碾碎。



另一套著名的早期竞争早期实验是由 Gause 主持。他是俄罗斯的生态学家，后来是流行病学家。1920 年代，他利用草履虫做了一些早期的研究。他研究三个品种：（从左至右）双小核草履虫 Aurelia，尾草履虫 Caudatum 和袋状草履虫 Bursaria。

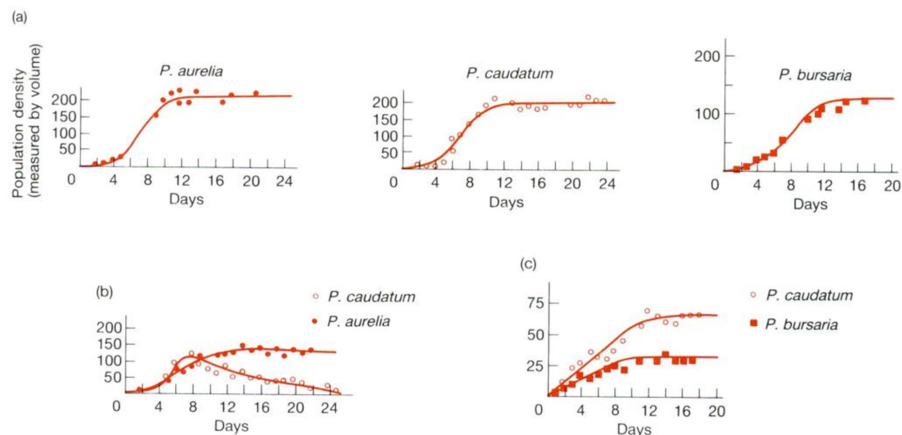


Figure 7.2. Competition in *Paramecium*. (a) *P. aurelia*, *P. caudatum* and *P. bursaria* all established populations when grown alone in culture medium. (b) When grown together, *P. aurelia* drives *P. caudatum* towards extinction. (c) When grown together, *P. caudatum* and *P. bursaria* coexist, though at lower densities than when alone. (After Clapham, 1973. Data from Gause, 1934.)

(a)列小图是三种草履虫的密度，以每毫升计算。Gause 发现如不同品种生活在一起，双小核草履虫完全排斥尾草履虫（b 图）；尾草履虫和袋状草履虫可以并存（c 图）。

在这种情况下，两种草履虫的种群密度都较低于独自生活，尾草履虫在 a 列第二图的 Y 轴有 200，与袋状草履虫并存时只有 75（c 图）。两种草履虫都抑制对方的密度，由此可见双方是有竞争，但可以共存，没有消失。看起来有两个可能的选择：一方胜出，另一方惨败；或是双方共存。

在过去五六十年已经完成许多关于物种竞争的实验；Connell 之后有 Bob Payne，他较多研究掠食者。

Nelson Hairston 在北卡罗来纳州阿巴拉契亚山脉大规模研究蝾螈，最终证明只要拿走一条蝾螈，其他蝾螈成长得更快，有更多子女。只要拿走一条蝾螈，已经可以证明有竞争。

在所有这些实验，要点是实验结果通常是高度不对称。这即是说有两个竞争物种，拿走物种 A 对物种 B 影响大，拿走物种 B 对物种 A 的影响不是同一程度。不对称竞争似乎相当普遍。

影响变得极不对称，可能是因为片害作用（一方利益受损，例如寄生或掠食，而另一方无影响），而不是竞这。在某些情况下，除去物种 A 对物种 B 没有影响，但除去物种 B 对物种 A 的影响可能极为严重。

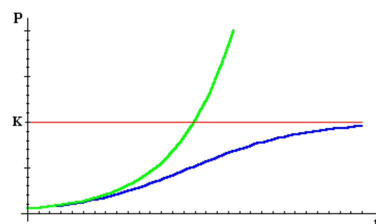
这些情况可能是连环剧。资源竞争可能削弱了某物种的竞争能力。举例来说，如果植物相互竞争，以阴影遮盖对方，被遮掩的一方越来越难长出根部，很难取水。种间竞争可能触发一连串效应。

植物已经开发了早期预警系统，知道是否即将进入竞争。植物不能知道是否与另一物种竞争，但会知道开始被遮荫，因为进入叶绿素的近红光和远红光有移动。植物会产生一种激素，发出信号向朝光方向长出枝干，离开遮荫。布朗大学的 Annie Schmitt 在这方面做了有趣的研究。

计算



如何概念化这一切？1838 年，比利时人口统计学家 Verhulst (1804-1849)简单修改了上一讲的密度依赖指数方程，他的关键想法是随着密度上升，人均增长率(dN/dt)/N 直线下降，直至承载能力 K 为零。他的逻辑性增长模型 logistic growth 是指种群在有限环境受环境制约，与密度相关的增长模型：dN/dt = rN(1-N/K)



大多数种群受限于资源，即使只是短期；长期而言，没有种群是不受资源限制。左图是种群增长的两个可能途径。绿线是上一讲提到的没有限制的指数式模型；蓝线是受限的增长，因而种群必然是少于承载能力 K。如种群相对于 K 是微小的，两个模型几乎是一样。如种群越接近 K，作为 K 的百份比越来越大，受限蓝线的走向偏离不受限的绿线，最终增长率为零。（译注：这个 P 等於上一段的 N。）


Alfred Lotka


Vito Volterra

Alfred Lotka (1880 –1949)和 Vito Volterra(1860 –1940)把以上的方程式延伸到多物种竞争。Lotka 是约翰霍普金斯大学的人口学家，专门研究 1915-1935 年的人口数据。Volterra 是著名的意大利数学家，女婿从事地中海的渔业管理。女婿偶尔和岳父吃饭，征询岳父对渔业问题的意见：「假设有两个鱼类物种互相竞争，可以设想渔船队是捕食者，应如何预测动态？」

Volterra 是精深的数学家，认为这些问题很有趣，把答案写在餐巾交给女婿。这些只不过是他的偶然心得。Lotka 和 Volterra 想出同样的方法把这些问题形成概念，基本上是利用单一物种的框架，只是把其他物种的密度转换成为这一物种的相同数目。

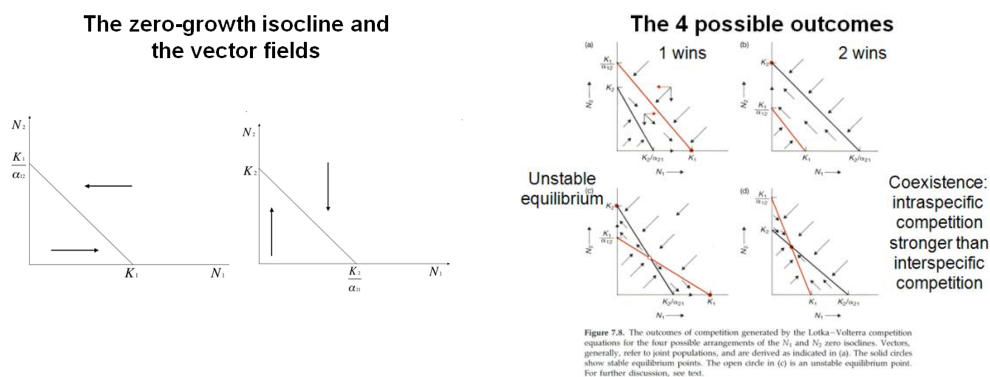
有一些术语。N = 种群大小；r =增长率；K =承载能力；1,2 是两个物种；α=把种间影响转换为种内等值的竞争系数。他们写下的逻辑性方程是

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{(K_1 - \{N_1 + \alpha_{12} N_2\})}{K_1} \qquad \frac{dN_2}{dt} = \frac{r_2 N_2 (K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1)}{K_2}$$

用文字写出来：「物种 1 的变化率等于物种 1 的内在增长率 x 物种 1 的现有数目 x 计量密度的份子。」

计量密度的方法，是考虑现在情况和物种 1 的承载能力还差多少。现在的情况是有一些物种 1，没有尽用承载能力；接着是把物种 2 转换为等值的物种 1。

他们提出的种内竞争影响方法，可能是把单一物种的情况转换为两个物种的的最简单方法。



（译注：教授有讲解以上两张投影片的方程，但他的跳跃语言很难组织为容易理解的文本，译本没有包括几页的讲解。建议有数学基础的读者参阅台湾国立中央大学数学系中文网页 *The Lotka-Volterra Model of Interspecific Competition*。网上也有许多参考资料。）

Lotka - Volterra 方程式之重要，不是在于对现实的准确描述，现实有时比方程式混乱得多，主要是这方程式是很好的分析工具，有助认识到一些定性方法可以简化微分方程复杂系统的分析，无需完成所有的数字的计算。

这方法简化了复杂的现实，也是极好的分析工具，所以向各位介绍。大自然可能不是这样运作，但这是另一个问题，这就是为什么要做实验。

即使诸君没有从数学上解答相关的微分方程，利用 Lotka-Volterra 种间竞争模型可以得出四个种情况：物种1胜出、物种2胜出、不稳定均衡、稳定均衡。即使是对竞争的非常简单分析，已足以证明当种内竞争强于种间竞争时，共存是可能的。

举个例子。巴拿马热带雨林有许多无花果树，是热带雨林非常重要的植物。无花果掉在地上，立即被果蝇据为已有，搔首弄姿，吸引异性。不同无花果品种吸引不同的果蝇物种，这偶然机会或是什么一回事。

巴拿马热带雨林地面的资源分散，每个无花果是集中的种内竞争。吸引异性，也吸引了更多同类，幼虫长大后要互相竞争。

这过程导致稳定共存的情况。可以有十七种果蝇生活在一株无花果树，这过程证明种内竞争是强于种间竞争。

Lotka - Volterra 模型的分析给出要检视的的关键标准，这实际上也反映在非常复杂的自然状况。若是没有 Lotka - Volterra 模型的简单分析，这可能被忽略。

总结



这是阿尔卑斯山的栖息地，大概是七月第一周。草坪上鲜花盛开。这是复杂的环境：有草，有开花植物。每十平方米可能有 50 或 100 种兰花。土壤中有菌根。蚯蚓把地下栖息地分裂为三个或四个生态位。有很多东西，很多事情，很是复杂。

曾经有一个很有趣的植物竞争实验。采摘草坪上各种各类的植物种子，记下植物的邻居植物。通常一株植物不会有超过三或四种邻居植物。把收集的种子在温室培育，随机安放各品种；用意是测试比较种子在那种情况下长得更好：大自然的邻居或是人为的随机邻居。

结果是大自然的邻居模式是优胜于人为的随机模式。大自然的邻居模式是什么的过程，导致有较好的后果？答案是草坪上散落着许多不同物种的种子，埋在土壤，春天时发芽。经由竞争调节的选择，在幼苗阶段已发挥作用；种内和种间竞争相互作用，决定那些成体植物可以存活。可能有二十，三十，五十株幼苗经筛选后只有一株成体存活，草坪上所见的都是天择的结果。

草坪上的植物，每一代都经历种间竞争的调节。「选择」发挥作用，是显示每个物种指标有很多遗传变异以争取竞争能力，否则「选择」无从发挥。每个物种都有各种可能的竞争机制，一些应付这邻居，一些应付那邻居。这样一来，草坪可以有多个物种或是一个物种的多个不同的基因型。

总结种间竞争。确实有这回事，有助于形成大自然的群聚。这不是形成群聚的唯一力量，但往往是不对称的。所以常常是大块头获胜。

无论是在实地和实验室，最好的证明方法是拿走一个物种，看看如何影响其他物种。Lotka - Volterra 模型有助了解和综合实验的结果，指向一个关键结论。

这关键结论就是当种内竞争强于种间竞争，物种可以共存。这模型和其他模型预测可以有计这竞争性排斥和竞争性共存，视情况而定。因此，强调竞争性排斥原则必然适用于生态环境的所有时空，这说法是错误的。因为在强种内竞争的特定情况，共存是可能的；排除不是唯一的合乎逻辑的结果。

第二十八讲：生态群落

这一讲谈论**生态群落** ecological communities，进一步巩固之前有关竞争、捕食和疾病的讨论。先谈谈四十年前的传统看法，然后介绍现今的主导观点。我要强调历史的重要性。群落不是孤立的缩影，而是在现实世界中发展，有本身的历史，这很重要。太空也有群落。下一讲讨论岛屿生物地理学和集合种群。这一讲也会略略提到，因为扩散确实影响群落的结构。

群落communities是在一个地方栖息地的所有物种，物种之间的相互影响是由于竞争，捕食，寄生虫和病原体，在实际系统中这些东西互相影响。群落生态学家从这些复杂事物中得出一些可以广泛适用的概念。

传统概念



Evelyn Hutchinson (1903 –1991) 首先提出竞争驱动物种集合的传统观念。他在 1958 年发表传世文章〈向 Santa Rosalia 致敬，或是为何有这么多动物？〉[204] 。Santa Rosalia 是圣人，西西里岛有教堂以她命名。Hutchinson 渡假期间到教堂观光，在教堂水池看到两种水蝽：一大一小，但看起来一样，也吃同样的东西。

这启发他想到整个地球，奇怪为何为何有这么多动物？他的答案是演化把动物挤进了可用的生态位。如果这是事实，互相竞争的物种的相似程度应有限制；这正是他所看到的，看到这两个物种生活在怎水池，大小不一。他感到疑惑是什么演化过程造成物种有不同大小？他认为是竞争。

他量度了两种水蝽，然后阅读有关的文献，想出这一点：较小体型的物种似乎稳定在较大体型物种的身长 75%左右。其他文戏提到黄鼠狼、大鼠，伊朗鳾鸟和加拉帕戈斯小鸟的类似比较。从这些资料他得出异域和同域的测量数据，总结物种生活在一起时（同域）的差异，是甚于分开生活（异域）。似乎生活在一起时，生物受到一些影响而各自变得有点不同。这被视为估算在有竞争影响之下，类似性受到局限。这是传统的看法。许多实地操控实验的数据和文献都指出竞争是重要的。所以有这样的想法：竞争塑造了现今的世界。

第二个想法是食物链自上而下的控制。这是关于在食物链中掠食者的习惯，尤其是与竞争的相互作用。早期的想法是，如在食物链上级的捕食者喜欢捕食占竞争优势的猎物，无形中是保护了处于竞争劣势的物种。

可能发生的事情是这样的：如果拿走了捕食者，食物链没有顶级，只有食草动物互相竞争，会发现占主导地位的竞争对手将排除劣势的竞争对手，后者走向灭亡，群落变得更简单。因此，在这个意义上，捕食是维持群落的生物多样性，处于劣势的竞争对手也可以活得好，因为更善于逃避捕食者。

[204] *"Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals？"*

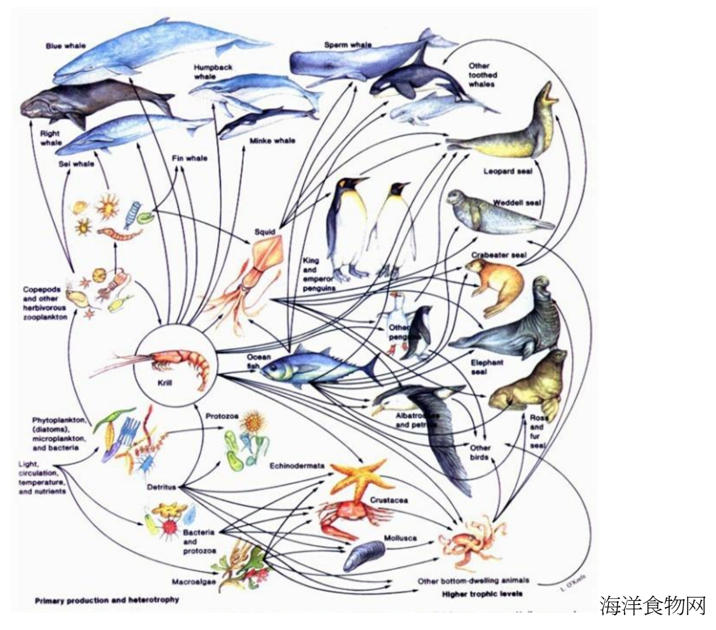
另一份經典文獻是 Brooks 和 Dodson 的 1965 年文章，他倆是本校人物。Stan Dodson 是大二生，幫助 John Brooks 完成論文。他們研究生活在康涅狄格州水庫和湖泊的水蚤和其他浮游動物被鯡魚吃掉。

Bob Payne 的 1966 年文章也是研究潮間帶的岩石。他清除了大片潮間帶的海星，一次又一次清除確保沒有海星，然後觀察在沒有這頂級捕食者之後，群落如何重組。

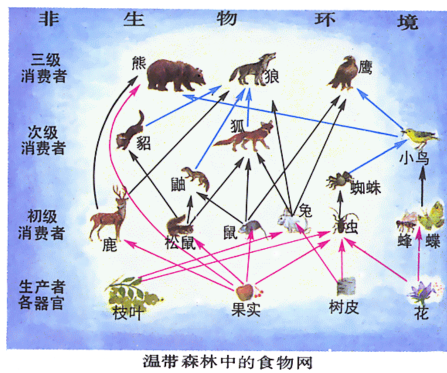
主要的营养阶级		
营养阶级	能量来源	例子
光合作用生物 photosynthesizers	太阳能	绿色植物、光合作用细菌、原生生物
食草动物	初级生产者的组织	白蚁、蜢、水蚤、鳀鱼、鹿、鹅
初级食肉动物 primary carnivores	食草动物	蜘蛛、莺鸟、狼、桡脚类
次级食肉动物 secondary carnivores	初级食肉动物	金枪鱼、猎鹰、杀人鲸
食杂动物 omnivores	多个营养阶级	人类、负鼠、蟹、知更鸟
食腐生物 detritivores	其他生物的尸体或废物	真菌、许多细菌、秃鹫、蚯蚓

能量是通过食物链的营养阶级流动。所谓自上而下的控制，即是初级或次级食肉动物以食草动物为盘餐，食草动物的食物是捕获太阳能的植物。杂食动物和食腐者是另一个循环。

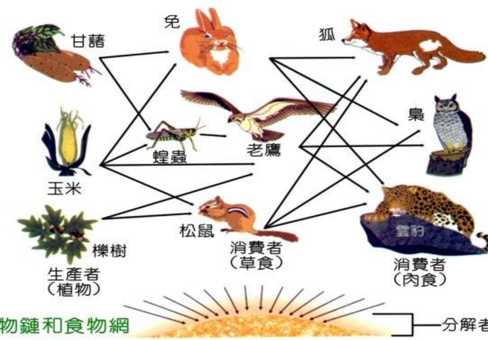
食物链是简单的线性链，其实是过于简化。若是以食物网表达，事情变得有点复杂。



海洋食物网



[205]

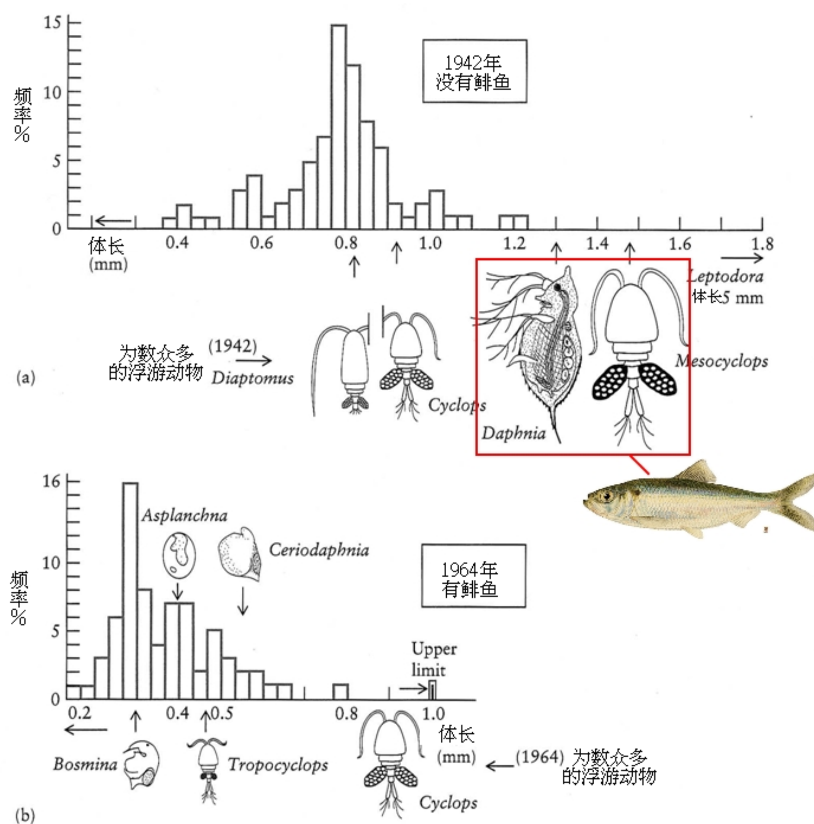


[206]

食物网图片简单表达生物之间的复杂食物关系，涉及陆地、海洋、地底、土壤等等的大大小小生物，表达物质和能量不同方向的流动。这些所谓自上而下的控制，是极度简化了极为复杂的实际情况。

推荐阅读：侯平君：〈食物網與營養階〉成功大學生命科學系

实证



---

205 http://www.zszx.info/imagematerial/upload/dl/ZCP6L3217HYIP6TR.gif

206 http://140.111.34.194/teach/shared/teaching_data/8/508/508/img/image001.jpg

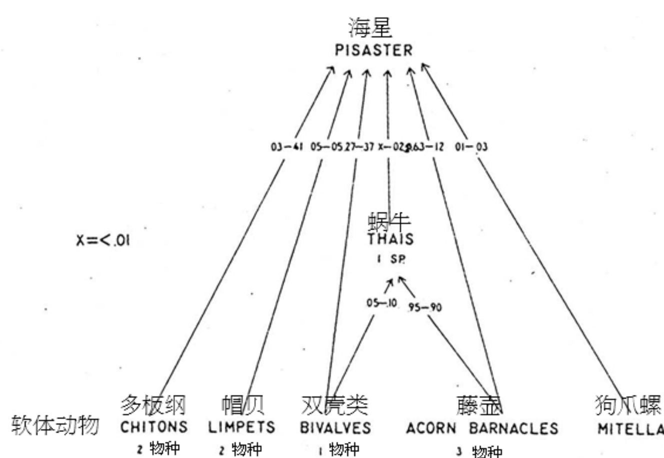
图片总结 Brooks 与 Dodson 在康涅狄格州某湖泊的研究。直轴是数量百份比，横轴是浮游动物的体长。上图是 1942 年没有鲱鱼的情况。那四个小怪怪是占主导地位的浮游动物，体积是依照比例的。下图是 1964 年的情况，鲱鱼进驻，大体积的浮游动物变小了，另外一些小怪怪数量增加，可以测量。鲱鱼吃掉了大体积的浮游动物，让小家伙多了存活的机会。鲱鱼进驻或离开湖泊，可以完全重组群落。

同时要记住，大块头要更长时间才能成熟，小家伙成熟得较快。这仅是湖中的物体改变了体积的分布，整个种群动态和能量转移率也重组了。

本系一位博士正进行实验证明湖中是否有鱼，会诱发浮游动物有反应，把更多能量投入生殖而不是发育，因为预期会受到掠食者重创，于是重新分配体内脂肪，改变体内元素的比例。这些变化有非常深远的后果，通过食物阶级影响整个群落，不仅影响能量的流向，也影响元素的比例，例如食物链不同地区的碳、磷和氮等元素的比例。


海星 貽貝 藤壺

Bob Payne 研究潮间带岩石的海星。海星是基石掠食者。贻贝是占优势的竞争者，藤壶是处于劣势的竞争者。



Mukkaw湾海星主控的小网络。N是观察所见捕食者吃掉的食物数目；
海星N=1049；蜗牛N=287。图片的数字，左侧是食物数目，右侧是卡路里。

海星吃蜗牛，帽贝，也吃贻贝和藤壶。没有海星，贻贝会覆盖整个潮间带，赶走其他竞争者。有海星吃掉一些贻贝，其他竞争者才有存活的空间。这是营养阶级的启蒙概念。这些概念来自

Brooks 与 Dodson 观察的大自然鲱鱼实验，以及 Payne 操控的海星实验。这一假说认为捕食的影响在整个食物链或食物网传播。

对这方面有兴趣，可参阅 Pace, Cole, Carpenter, & Kitchell 的 1999 文章〈不同生态系统揭示的营养级联 Trophic cascades revealed in diverse ecosystems〉。他们定义营养级联是相互作用，在食物网多个环节产生一个丰度或生物量的反模式。

举例说明：简单的食物网只有三种生物。大量的顶级掠食者，减少中层的消费者，增加基层生产者的生物量。营养级联背后的概念：敌人的敌人就是我的朋友。

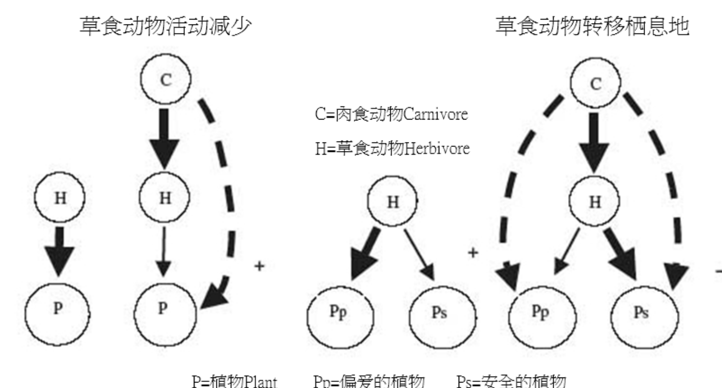
Aldo Leopold (1887-1948) 是美国最伟大的环保主义者，一百年前在耶鲁大学林木系毕业。他骑着马在美国各地的国家公园旅行，在《沙郡年纪 A Sand Country Almanac》记述：

「从那时起，我目睹一个州又一个州扑杀狼群。我目睹许多没有狼群的山脉，朝南斜坡纵横着鹿群踏践的小径。我目睹一切可食用的灌木和幼苗被啃噛，先则枯槁，继后死亡。我目睹一切可食用的树本腰高之下秃无树叶。」

这是顶级捕食者从北美生态系统消失的后果。伐木业经营和削光的山头，多的是精似的营养级联的例子。如森林茂盛，鹿群的数目少，美洲狮的数目也少。如森林被削光，营养级联倒转过来。鹿群数目增多，因为有很多植物可供啃噛。山狮种群增多。但随着树木长大，鹿群减少，山狮种群太多了。

我在在加拿大卑诗省念研究生时，温哥华周围的森林就是在这种状态。当时有一群饥饿的山狮寻找食物，会来到温哥华郊区，连狗也吃掉。

一天，有人看见山狮拖着他的儿子，立即用船桨攻击山狮，救回儿子。山狮后来被枪杀。遗憾的是人类和野生动物在这种情况下互动，双方都不好过。



草食动物避开捕食的肉食动物的食物网布局和间接效应。实线是直接互动，虚线是间接互动。
箭头大小表达互动力度。图片表达捕食者出现与否的食物网互动。草食动物活动减少，植物较少受损，因此捕食者对植物有正面的间接效应。草食动物因而转移栖息地，较少损害偏爱的植物(Pp)，较多损害安全的植物(Ps)。因而捕食者对植物有正面和负面的间接效应。

这是营养级联的简易图，取材自林业与环境科学学院 Os Schmitz 教授的文章。C 是顶级掠食者，食草动物 H 行为上要避开 C。P 是植物。实线是直接互动，虚线是间接互动；线条的厚度代表互动的力度。左一柱没有 C，只有 H，直接影响 P。左二柱有了 C，H 数量减少，也减少对 P 的直接负面影响；即是 C 对 P 有间接的正面影响。左边这两柱是行动的改变。右边两柱是栖息地的改变。H 转移栖息地，减少损害偏爱的植物 Pp，增多了对安全植物 Ps 的损害。因此，C 对 Pp 和安全的植物 Ps 有间接的正面或负面影响。

Os 教授说明的是，有了食肉动物不只是改变了中间层种群的数量，也导致草食动物减少活动或转移栖息地。

他利用操作实验证明这一点。顶级捕食者是蜘蛛，食草动物是蚱蜢，植物是草地或杂草。有很多蜘蛛，蚱蜢会减少活动，这对植物的增长率有间接的正面影响。蚱蜢可能喜欢吃某一种草，但如果蜘蛛也喜欢在这里觅食，蜘蛛进驻会导致蝗虫转到较少首选植物的栖息地，实际上这导致群落重组。

营养级联的效应，不仅只是影响草食动物或任何中间层次的数目，也改变它们的行为，栖息地偏好以及生命史反应；以上文的湖泊实验为例，生命史反应包括生态化学计量，淡水系统的元素比值。营养级联确实影响了能量和物质在群落中流通的速度和性质。



英国广播公司的大自然记录片有许多这些相互作用。杀人鲸喜欢吃海獭，海獭喜欢吃海胆，海胆喜欢吃海带。经典的北太平洋营养级联是关乎杀人鲸的密度和它们是否喜欢吃海獭。

自 1980 年代，人们观察到杀人鲸越来越偏爱吃海獭。海獭曾经被俄罗斯毛皮商人几乎赶尽杀绝，最近才见到数量日益增加。海獭是非常可爱的动物，深受人们欢迎，有一定程度的受保育声望。

就群落生态而言，为何杀人鲸越来越多吃海獭？是否它们以前的口粮不见了？杀人鲸以前的口粮是鲑鱼（三文鱼），不是沙丁鱼，沙丁鱼太小了。阿拉斯加的鲑鱼渔获崩溃。杀人鲸饿了，开始进食海獭。这些事情经常发生。捕食者可以改变口味，导致这个特殊的营养级联变得明显。杀人鲸改吃海獭，海獭减少。海獭减少，海胆增多。海胆增多，海带减少。这是 Carpenter 等人文章的结论。

这些例子说明海洋，淡水和陆地生态系统都确实有营养级联。例如，螳螂影响昆虫，昆虫影响植物；蜥蜴影响蚱蜢，蚱蜢影响植物；狼影响驼鹿，驼鹿影响香脂冷杉；蚊子幼虫吃原生动物，原生动物吃细菌；诸如此类。这些对群落组织发挥了重要作用。

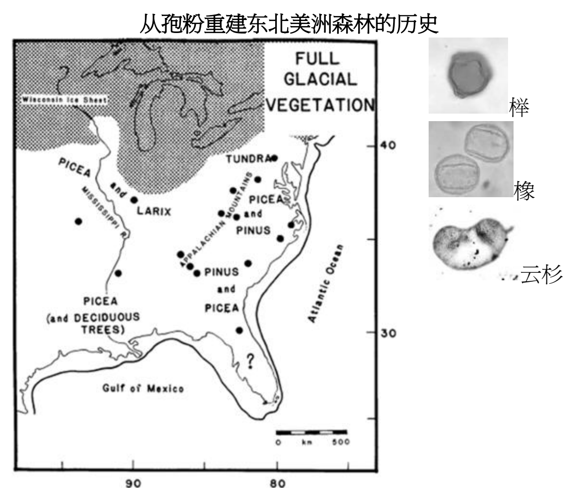
到目前为止，这些都是对群落结构的初步看法：一切都在竞争，物种数量取决于竞争。这些看法因实验和观测而修改：捕食者对食物网有重要影响。捕食者有选择地吃掉占优势的竞争对手，得以维持生物多样性，构成营养级联，为低级生物打造「敌人的敌人就是我的个朋友」格局。为何捕食者喜欢捕食占竞争优势的猎物？

占竞争优势的猎物数量较多，在演化的岁月，捕食者被演化过程塑造更善于猎食最常见的东西。在某些栖息地，捕食者的体型是大于成功的亚物种。聪明的捕食者会选择能量最多的餐食。占了竞争优势，但因为种种理由容易被人所乘，例如跑动不快，成为捕食者的猎物。这是小结。

看看还有什么事情会影响群落结构。以上是很好的理论，但分析没有考虑现实世界真实群落的一些重要事情。那就是历史。

历史

在上一个冰河时代，北美洲已经有模式，造成现在所见的万事万物。Margaret Davis 的出色研究重组了冰河退却后北美森林重建的历史。Rosie Gillespie 目前做类似的研究，重建夏威夷群落的组合。两项研究都是利用过去时间的探针。研究落叶林的探针是花粉。最后我以 Bob Ricklef 的总体看法作结。



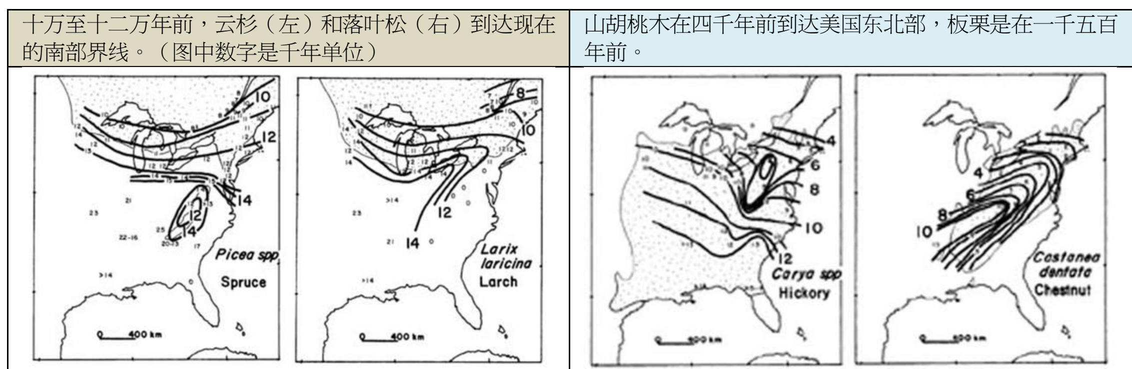
北美洲略图，说明一万八千年前冰原植被（灰色部份）和主要植被分布范围。黑点是植物化石的地点，确定有一万八千至一万八千五百年的历史。

Margaret Davis 在北美东部以前有湖泊或沼泽的地方，收集形成细层的落下花粉，进行测年分析。如沼泽一直不受干扰，可以钻孔取出核心，往回每年数数，也可以利用碳十四测年法等等，多方面核实重组数据的准确度。

灰色部份是威斯康星冰川，苔原 tundra、云杉 picea、松 pinus 和落叶松 larix 遍布。南部有落叶乔木 deciduous trees。

花粉很坚硬，能够长时期保持形状。植物经历长期演化，有很多方法保护宝贵的 DNA。

十万至十二万年前，云杉（左）和落叶松（右）到达现在的南部界线。（图中数字是千年单位）	山胡桃木在四千年前到达美国东北部，板栗是在一千五百年前。



Margaret 发现冰川融化后，云杉和落叶松首先回到北方。云杉在一万年前推进到加拿大。落叶松以类似速度向北移动，约在八千年前到达加拿大魁北克市。山胡桃木在四千年前到达美国东北部，板栗是在一千五百年前。

要提到疾病对构建生态系统的重要。大约在一万至一万二千年前，有证据指出森林疾病爆发，几乎清除了从马萨诸塞州到明尼苏达州的大片森林。很可能是某种疾病或森林昆虫爆发。这有历史记录。

芸芸众生，来去有时。这是生态演替的重要评论。若是只看眼前的群落，忘掉历史，整个北美的广泛范围群落都会有非常相似的物种，都会有这些硬木和针叶树种。可能有人假设这些物种到来时是有特定的组合，才可以共存。



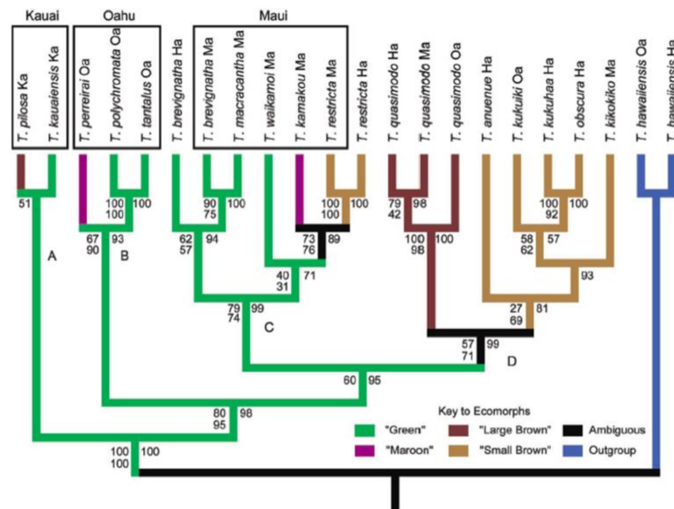
Fig. 1. Examples of the four ecomorphs. (A) Green, *T. waikamoi*. (B) Maroon, *T. kamakou*. (C) Small brown, *T. kukuhaa*. (D) Large brown, *T. quasimodo*. [Photos: (A), W. Haines; (B to D), R.G.]

历史记录表明这不是事实。各群落的物种有不同时序的组合，物种不是依次序先后到来，而是各自发挥，最终各群落有相当类似的性质。硬木类尤其有不同的时序。一些走得快，一些走得慢。美国东部的硬木林的树种几乎是随机组合。

树木扩散率取决于种子。山核桃或橡树北移的速度取决于松鼠埋藏种子的速率，大概是每一代 50 或 100 公尺。枫树的种子像直升机，可以乘风北上数百英里。Margaret Davis 对美国东部硬木林的分析，指出物种组合是颇为随机的序列，不是事先有准备。

现在看看夏威夷的蜘蛛，这些蜘蛛的外观受生态环境影响（**生态变种** ectomorphs）；这四个都带着快乐的笑面，小小的印记，看上去都很高兴。

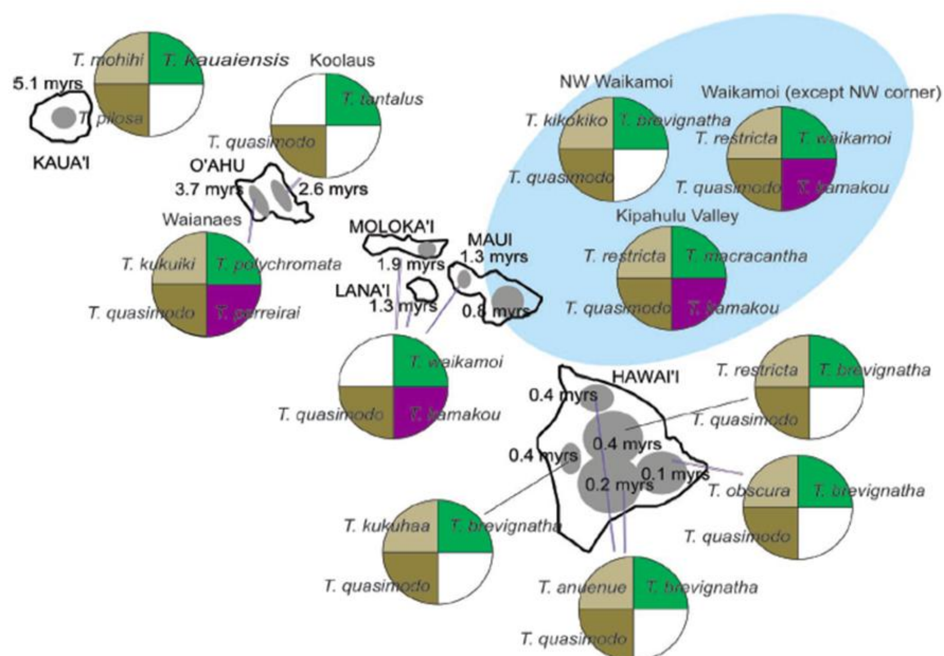
可以看到这些蜘蛛看起来类似加勒比地区的安乐蜥蜴，在同一群落有不同外观，而且在不同岛屿都有这种格局。



上图是蜘蛛有夏威夷的分布，以肤色可分为六类生态变种：绿、褐紫、大型褐色（深褐）、小型褐色（浅褐）、混合（黑）和外群体（蓝）。夏威夷群岛之中，Kauai 是有五百万年历史的最古老岛屿，然后是二百六十万年的 Oahu，Maui- Molokai-Lanai 在更新世时是一个岛屿。夏威夷大岛只有四十万年。

看着这些模式有什么讯息。蜘蛛从 Kauai 出发，向南迁移到其他岛屿。以后的发展有两种可能性：可以形成小群落或物种。

有许多演化活动，产生了一些物种，然后迁移到新地方，与当地的物种一起生活，形成小群落；这是前者。祖先物种来到新地方，形成物种，从这个分支形成群落，有多个不同物种了，这是物种形成。



图片说明在夏威夷群岛不同栖息地的生态变种。灰色圈=火山。myrs. =百万年。四分图是四种生态变种：绿、褐紫、大型褐色（深褐）、小型褐色（浅褐）。每个生态变种有多个蜘蛛物种。留意同一地点不会有同一肤色（生态变种）的两种蜘蛛物种。这不可能是概率。如每一生态变种的概率是 25%，而物种是随机分布在十二个火山地点，每地点的两／三／四种蜘蛛分布取样不会出现同一肤色（生态变种）的两种蜘蛛物种，其概率 p 极小($p<10^{-6}$)。若是以每个变种被观察的频率来推算，其概率会是更小($p<10^{-7}$)。

以 T. quasimodo 为例，这蜘蛛从 Oahu 的演化源头，向各岛屿扩张，成为其他岛屿小群落的部份。第二件事是群落的多样化。Maui 和 Oahu 的四个蜘蛛物种似乎是最多的，这都是中间年龄的岛屿。在年轻的夏威夷和古老的 Kauai，群落是较为简单。

我必须指出这模式是来自救亡活动。夏威夷是物种灭绝之都，有很多人在努力在物种灭绝之前记录这些模式。这项研究发现同一地点不会有同一肤色（生态变种）的两种蜘蛛物种，似乎在栖息地已经解决了问题。这证实了 Hutchinson 的「物种聚集」概念。

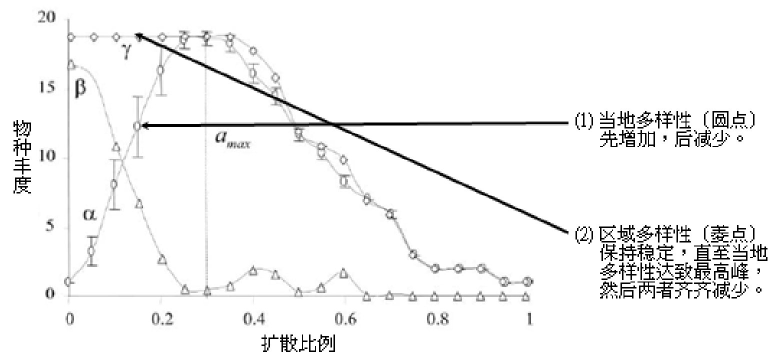
每地点最多只有四种蜘蛛，而且是不同的变种，各自使用栖息地的不同部位，行为不同，肤色不同。有人会疑惑这些蜘蛛在系统发育方面是如何有关连。例如，褐紫蜘蛛可能有绿色或深褐色的祖先，浅褐色蜘蛛可能有深褐色的祖先，但在这里有绿色的祖先。

系统发育指出变种是会聚式达致，而谱系地理学表明物种形成和小群落两种力量提它们带入群落；当地模式指出不可能超过四个品种。Margaret Davis, Rosie Gillespie 和其他人提出这历史理念，那么是否有一些共通的模式？Bob Ricklefs 就向自己提出这问题。



这是美国东部阿巴拉契亚山脉的硬木森林，足以提醒我们从历史与空间的角度来看，世上是没有当地群落这回事。地球上每个群落都是受到空间和时间大尺度过程的影响。当地力量和历史力量对群落的作用，与捕食和竞争同样重要，或许更为重要。要了解这过程，必须以综观全貌的大尺度来分析。现在有宏观生态学（macroecology）以全球尺度来研究这些事物。在这个尺度，可以看到事物因为扩散而跨区域整合，导致小群落进程；扩散也带来其他地方的物种。分子系统学可以跟踪这过程，一如 Rosie 的演化树。

集合群聚：模拟模式中的扩散效应



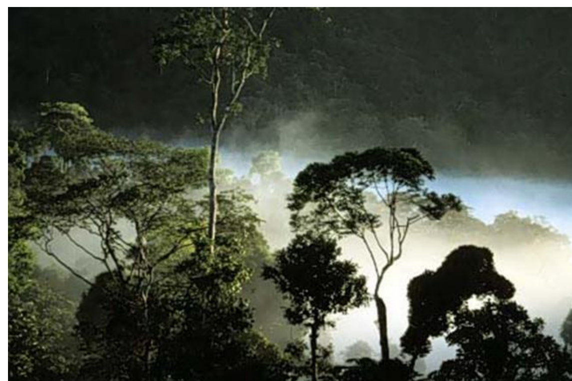
物种丰度是群聚之间扩散比例的函数。圆点线=当地群聚；三角点线=群聚之间；菱点线=区域规模。amax是物种多样性最大时的扩散值。

Mouquet N, Loreau M. 2003. **Community patterns in source-sink metacommunities American Naturalist** 162: 544-557.

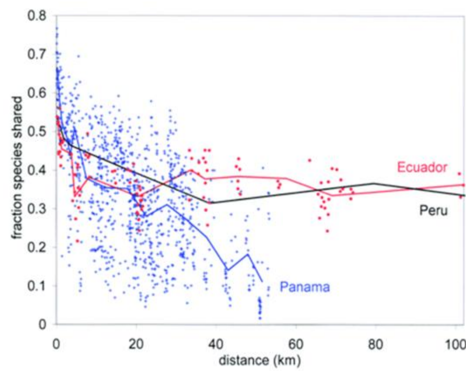
如在电脑建立地貌，模拟这过程，有一个有趣的模式。这是 Michel Loreau 的一些研究。直轴是物种手度，横轴是扩散的比例，有多少事物在地貌中走动？

多样性

当地多样性 local diversity，是在当地地点可以数到有多少物种，，而**区域多样性** regional diversity 是以一州一省为范围。当地多样性，是指一个水库，湖泊；区域多样性是指夏威夷群岛。留意上图：（一）当地群落的多样性（圆点线）先增加，后减少。当扩散未开始时，各物种小群落是独特的；随着扩散，众多小群落变得均质，没有什么独特了。（二）区域群落的多样性（菱点线）一直保持稳定，直至当地群落的多样性达到顶峰后，两者都减少。随着扩散遍及整个地貌，独特物种可以隔离孤立生活的机会越来越少，中间水平的扩散可以得到最大程度的生物多样性。



看看真实世界的模式，能否在亚马逊雨林看到预期的事物？



左图说明热带森林不是完全因为区域物种随机扩散汇聚而成，有些物种比预期的更为广泛扩散。直轴是物种分享的份数，横轴是以公里计的距离。图片表达三个国家的分布：厄瓜多尔（红线）、秘鲁（黑线）和巴拿马（蓝线）。

Condit et al. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. Science 295: 666-669

巴拿马是相对较小的国家，取距离五，六十公里的两点，共享物种只有 0.15 左右。进入厄瓜多尔和秘鲁，亚马逊河流域有广阔的森林，可以见到有一些树木扩散得很远，横跨整个非洲大陆。

在更新世，亚马逊流域大部分实际上是稀树草原；直至大约一万二千年以前，南美洲是相当干燥。秘鲁和厄瓜多尔安第斯山脉，委内瑞拉高原有庇护所。现在覆盖南美洲三分之一或一半的巨大森林，是在一万年前从庇护所扩散出来。可以看到有一些树木能够长距离扩散，相当迅速，最终覆盖了大部分的热带雨林。

自上次冰期以来，亚马逊雨林依然没有稳定年龄分布，不应视之为稳定的生态系统。迄今亚马逊雨林依然在转变。

总结

这一讲是关于群落生态学的思想史。初始概念认为群落是取决于竞争的某种稳定均衡。然后是捕食和扩散这些自上而下的控制，捕食是自上而下的控制，扩散和小群落是在区域框架中的控制。还有时间的角度，群落的汇集需要时间，而这是地质时间的尺度：冰川来来去去；大陆漂移是在一个更长的时间尺度。我认为群落是由冰期周期驱动，而不是大陆漂移周期。以上的一切意味着，就眼前所见事物，心中要有多层次的想法，才可以形成你可能想要测试的重要替代假说。下一讲是岛屿生物地理学和集合种群。

第二十九讲：岛屿生物地理与入侵物种

上周五，各位粉墨登场，在舞台上的表演很类采，我不能决定谁最出彩，所以大家都有奖励。要了解这份奖励，我会给出一些背景，这实际上是来自我总是想让你知道的深入理论研究。

希望大家理解瑞士定理。瑞士定理是种群生物学很重要的部分，指出在人类的正常反应范围内，多吃巧克力与幸福的偏导数是正向相关的。巧克力让你更快乐。一如既往，瑞士人把另一文明的重大贡献据为己有。巧克力文化其实是墨西哥的。

助教在分派巧克力。这是因为小组的同质化可以提升小组的成功。小组要改善表现，必然是个人改善表现以提高小组的表现。

说到上周的台上表演，是有教学意义的：如果不能像孩子的玩，不可能有创造。大家都有巧克力？开心吗？应该是说你更开心吗？还有一些剩余，下课时欢迎多拿一些。这篮子是象牙海岸墟市买的，做得真好。我不希望篮子不见了。

今天的讲座看看空间如何影响群聚和地球的动植物分布，要谈论岛屿生物地理学 island biogeography 和集合种群 metapopulation。首先要求大家开始思考这世界是支离破碎；岛屿，山脉，湖泊，绿洲都是空间异质。世上很多地方是人类弄到支离破碎，大大影响影响和改变地球上的生命。是什么决定片断地区的生物多样性？世界变得支离破碎，会发生什么事情？

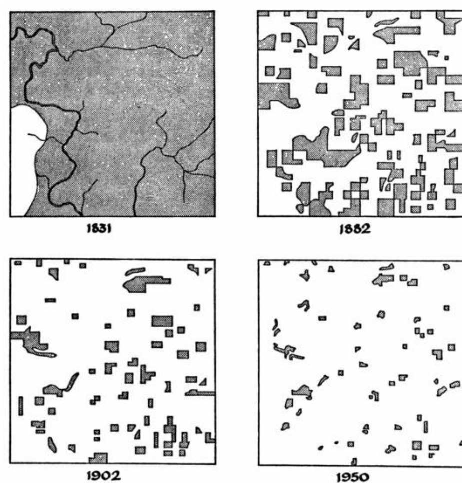


FIGURE 1. Reduction and fragmentation of the woodland in Cadiz Township, Wisconsin, 1831–1950. (After Curtis, 1956.)

这是美国威斯康星州 Cadiz 乡，从 1831 年到 1950 年林地减少和片断化的记录。在没有人类定居之前，这里是一大片阔叶林。从 1882 年，1902 年和 1950 年的略图可见森林逐步消失，只剩下森林小片断散落在大地。雀鸟、啮齿类动物、郊狼、鹿和其他一切生物要在这些片断地区活下去。

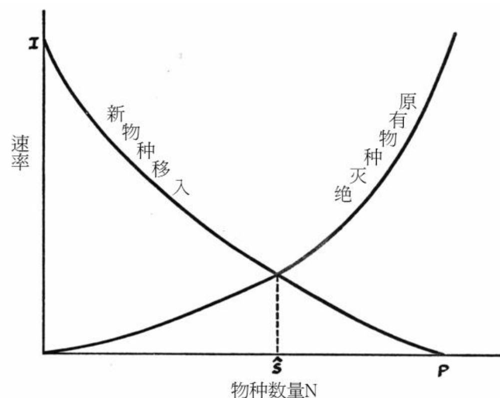


这是在本世纪初从太空俯览威斯康星州。红点是城市，点缀在绿色的农业用地；暗黑色地带是散落的森林。农业用地以前全是森林。

面积与物种数量

群岛和岛屿是自然生成的片断地区。现在开始讨论岛屿生物地理学。Robert MacArthur 和 Ed Wilson 把观察数据绘出对数图。单一小岛是印度尼西亚的 Sunda 岛。多个岛屿是加入菲律宾和新几内亚。对数图可见岛屿的面积越大，物种的数量越多。

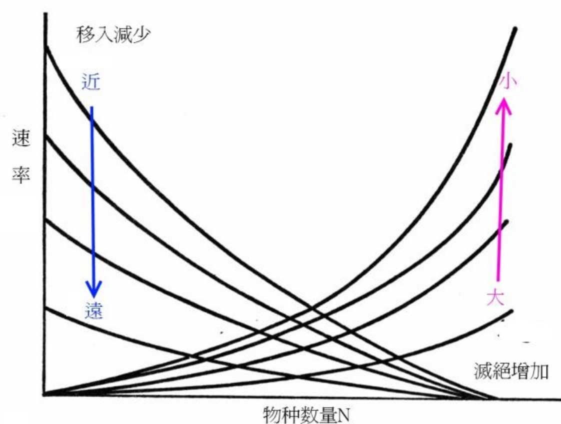
MacArthur 和 Wilson 在提出生物地理学的概论之前，先利用笛卡尔的还原分析：「这系统有什么基本特征？最低限度要留意那些事物才可以从系统得出一些重要信息？」



孤岛的生物群均衡模型。两线交加点是物种数量均衡点。

他们认为，如假设没有任何演化，而所有要考虑物种已经存活在大陆，只是迁移到这些岛屿，有一些后来在岛屿上灭绝。他们认为在这种情况下，岛上的物种数量会达致均衡：一些物种从大陆或是飞行，或是漂流，或是乘风来到岛屿，迁入率开始时相当高。如小岛空无一物，每个移民都是新物种。但是，当岛上的物种数目等于大陆的物种来源，迁入率必然下降到零。这只是物种数目，不是物种个体的数目。即使有一百头飞鸟来客，但岛上已有这物种，这不算新移民。

岛上物种的数量在两方面影响灭绝的速率。最简单的是越多物种，其中一个物种灭绝的随机概率就越高。另一方面，岛上不同物种有相互作用，捕食，疾病和其他原因会导致有些物种灭绝，曲线因而向上弯曲，不只是线性，而是向上。这是他们对曲线的解释。他们认为曲线的相交点是均衡：进来的数目等于出去的数目，应该是在岛上预期的数目。到目前为止还不错，这一切只不过是先验理论。



与主要来源地不同距离的多个大小岛屿的生物群均衡模型
距离越远，新物种移入速率降低。岛屿越大，原有物种灭绝减少。

迁入和灭绝

什么事物影响到迁入率和灭绝率？首先，他们认为迁入率随着岛屿与大陆的距离改变而改变。岛屿越接近大陆，迁入率越高。越远离大陆，迁入率较低，仅仅是因为路途遥远，很难到达。

另一方面，他们认为物种灭绝率随着岛屿的空间而改变。大岛有更多生物存活的空间，更多不同生态位，更多栖息地，更多不同东西可以生存。而且在小岛上，生物

的相互作用更为密切，力度更大，难以摆脱捕食者，难以摆脱寄生虫。可以想象如岛屿缩小，物种灭绝率上升。

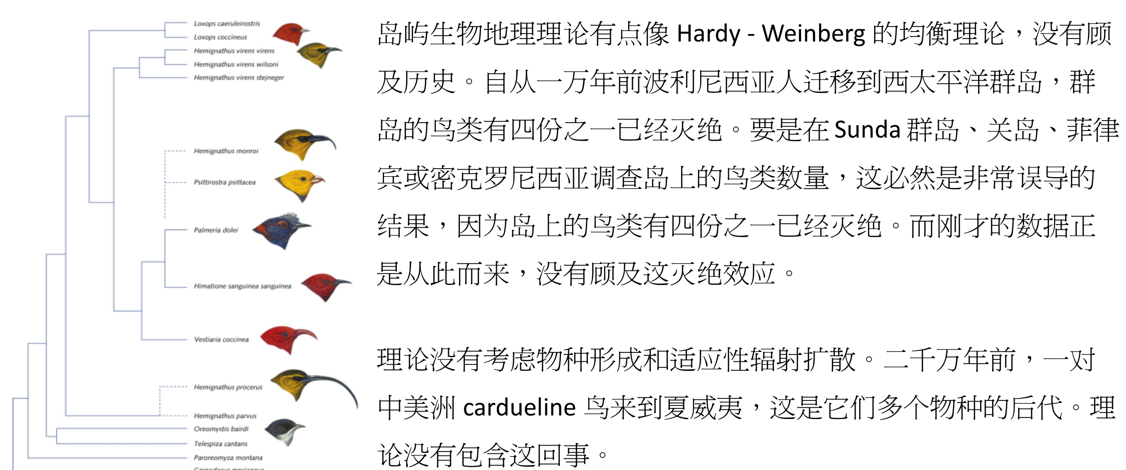
因此，他们预测表达岛屿与大陆距离的远近和岛屿面积的大小的两条曲线，交织成多个均衡点。特立尼达是接近大陆的大岛，其生物多样性接近邻国委内瑞拉。孤立于大洋的复活岛或夏威夷，远离大陆，其生物多样性应该是非常低。

这些概念为什么如此重要？从 1960 至 1990 年代，在很长时期这是唯一的指导思想，对这些过程没有其他想法。在设计自然公园和自然保护区时，这是重要的指导思想。基本上这是说大公园比小公园好，因为面积影响生物多样性；在条件许可下，公园内最好设置动物走廊，让生物来回走动。很多地方使用了这方法。

然而，总结一下，这是迁入和灭绝之间的均衡；假设生物有种群的来源，无关演化；岛上没有物种形成。这假说只关乎两个要素：岛屿的面积，以及与内地的距离。灭绝是因为面积，迁入是因为距离。小岛远离大陆，有较低的物种多样性，邻近大陆的大岛有较高的物种多样性。这似乎是直觉的想法。

以下是一个分析框架，从中可以得出这些结论。然后我会把这理论轰得体无完肤，指出这理论是基于明显不正确的假设。

Mark Williamson 指出以上的理论只是考虑物种的数目，不是个体的数量，没有任何种群动态。同一物种，岛上有十个或一千个，都只是以同样方式计量。这似乎是有点无稽，因为灭绝应该是关乎生物在那里的数目。理论把所有物种放在一起考虑，只有一个全体迁入率和一个全体灭绝率。但迁入和灭绝的概率是不同的；不同鸟类、蚂蚁、苔藓、草履虫、大象等等的迁入和灭绝的概率是不同的，必然在系统某些方面是有所不同。



岛屿生物地理理论有点像 Hardy - Weinberg 的均衡理论，没有顾及历史。自从一万年前波利尼西亚人迁移到西太平洋群岛，群岛的鸟类有四份之一已经灭绝。要是在 Sunda 群岛、关岛、菲律宾或密克罗尼西亚调查岛上的鸟类数量，这必然是非常误导的结果，因为岛上的鸟类有四份之一已经灭绝。而刚才的数据正是从此而来，没有顾及这灭绝效应。

理论没有考虑物种形成和适应性辐射扩散。二千万年前，一对中美洲 cardueline 鸟来到夏威夷，这是它们多个物种的后代。理论没有包含这回事。

理论假设迁入的概率不是取决于已经存在有多少物种。但一些物种的存在可能是另一些物种迁入或避开的先决条件。这些都是应该顾及的效应。实际上很难有实证决定生物是何时迁入。

无论在任何地方和任何季节观鸟，一只胸莺飞过，是否要算数？胸莺可能路过歇息，吃一些昆虫点心，再飞往别处。这不应算为迁入。计算迁入物种，必须真正调查在岛上繁殖的物种，这不是那么容易。

理论假设系统会处于均衡。但即使到了均衡点，又从何得知？没有明确的预测可以知道，可能要等待十代，百代，一千代。还有小家伙的代间时间是快于大块头这些问题。这使得问题相当复杂。如处于均衡状态，即是假设每有新物种迁入，一些现有物种会灭绝。这似乎有点不切实际。理论中的迁入和灭绝非常紧密耦合，但真正的关系是颇为疲弱。

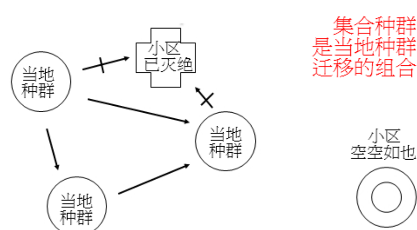
理论的部份重要假设是成立的：物种交替导致迁入与灭绝之间均衡。这已在小岛经过实验测试。但观察所见的交替往往是有因果关系的物种，而不是既定种群繁殖的物种；理论也没有说明这些类别有什么比例。因此，如目标是追求真相，这理论是失败的。

如目标是要努力探索大自然以发现真相，这理论是伟大的成功，研究要有暂定假设，而长期以来这是唯一的暂定假设。成功的准则是这启发和刺激多少研究。稍后会提到有许多研究是因此而来，很快被证伪和被较好的理论取而代之。

科学的道路铺满已死理论的尸体。理论有时含有自我毁灭的种子，刺激人们思考和努力测试。岛屿生物地理学就是这样一回事。MacArthur 是有创意的酒神，Mark Williamson 是客观批评的太阳神。喜欢研究「两分法」，可阅读尼采的《悲剧的诞生 The Birth of Tragedy》，他当时是二十三岁的博士生，他后来变疯了。

集合种群

这是岛屿生物地理学的宇宙观。以下讨论**集合种群** metapopulation，是看待物种和种群的空间动态的另一方法。集合种群是由移动连结的多个当地种群。一如岛屿生物地理学，集合种群的动力也是灭绝和重新迁入或移民。



基本概念框架是这样的。当地种群繁殖，过多的生物因为过份拥挤要迁离找寻生存空间，有空档就会据为己有。

有时由于某种原因，当地某嵌块 patch（小片地区）的种群灭绝。在地景中大量取样有条件让生物存活的嵌块，每个嵌块是一个种群，会发现一些生机勃勃，一些空无一物；空无一物可能是物种灭绝，或是从来没有生物迁入。

如果建立简单的集合种群模型，可以得出一些非常重要，直接的信息。其中之一是这个：即使每一个当地种群很可能灭绝，集合种群可以在灭绝和殖民之间的均衡生存下来。种群意识到可

能在当地灭绝，就会另起炉灶，另找新地方。若是种群可以另起炉灶，就可以一直活下去，尽管留下了一长串的物种灭绝。

地景很重要，非常有吸引力，吸引人们研读景观生态学，吸引人们从太空拍摄照片，吸引人们研读地理信息系统，形成整个新的分析领域。因此，影响和殖民的地景特点，对地区的持久性是非常重要。

只是研究康涅狄格州池塘的水蚤，可能发现水蚤可能走向灭亡，但放眼一看，康涅狄格州有十万个池塘，实际上水蚤在康涅狄格州是活得很好。如果你怀疑，建议取一杯池塘水—不是城市用水，城市用水的有太多的氯—放在宿舍天台。半年之后，会发现轮虫，藻类和桡足类从空气落入水中；这些家伙一直在空中飞翔。有点儿不可思议，但确实如此。

另一条讯息是殖民和灭绝之间有一个集合种群可以存在的比例。是否有利用分析可以确定的阈值，解析康涅狄格州水蚤有多少波动才可以长期维持一个集合种群？是的，有模型可以给出殖民和灭绝之间比例的阈值。一个简单的数字，指出有那些比率是要担心的。

可以利用有住客的嵌块和嵌块大小的比例来解释。如果关心种群生存能力的分析，如果关心保育和对生物多样性的威胁，这是可以实际计量以估计比例，比例可以说明物种能否坚持，可以构造参数，可以提出有一些相当令人印象深刻的逻辑来支持你的论点。



一些个人见解。有空置嵌块是完全正常的。我的瑞士老乡非常担心步甲虫。家乡的森林以前还有一些蟾蜍和蝾螈，现在只剩下少许步甲虫。当地人很失望池塘已经没有蝾螈和类似的生物。但退一步看看，只是一百公里之外的的地景就可以令人放心，因为当地生物往往在灭绝后被重新殖民。

确实要退后几步，以相当大的空间尺度和相当长的时间刻度来观察，然后才可以看出总趋势。这要有大量数据收集，但导致更为现实的预测。所以要看地区和地景，而不是当地种群。但是很难衡量迁移率，很难看得到。蝾螈迁移可能在雨夜，凌晨两点钟左右，又怎可以跟踪？因此，这是很难衡量。

是否有证据表明大自然是这样组织的？种群数量明显受迁移影响：有「源 source」和「汇 sink」的效应。把种群四周包围，如种群是「源」，数量会增加；如种群是「汇」，种群会消失。「源」一般是输出移民，「汇」是移民迁入，一向由「源」的输出补充。这可以用实验证明。

种群密度受嵌块面积和隔离的影响。大型嵌块往往有稍高密度，而遥远的嵌块往往有较低的密度。如果这真是集合种群，种群密度应会上下波动。如种群是紧紧地联系在一起，又有大量移民，可以视之为一个大种群。如果这真是集合种群，有些事物活得很好，有些事物濒临绝种，即是事物同时有加有减，这是观察经常见到的错乱步伐。

是否有种群交换？当地种群是否先灭绝，然后有「源」的殖民补充？至少有一个案例观察到有这样的情况。研究人员从英国池塘底部取出土壤样本，发现在很长时间蜗牛曾经消失后又再回来，反反复覆多次。

优秀的博物学家知道研究的野兽喜欢住在何处，但往往见到合适的栖息地空空如也。但是植物种群和蝴蝶的集合种群始终能够坚持，尽管有多处当地灭绝。芬兰有蝴蝶种群，普罗旺斯的百里香种群是例子。

集合种群灭绝的风险取决于嵌块的规模。嵌块太小，生物绝种的机会较大。这方面的证据是相当扎实。殖民率取决于嵌块的孤立程度，对大多数物种而言，这是正确的。

如果可以坐飞机在海拔 35,000 英尺的上空遨游，又可以放出浮游生物网，捕捞平流层的浮游生物在，会发现平流层有许多蜘蛛幼体和蕨类孢子。也可以在南极上空做同样的实验，会发现蜘蛛幼体在摄氏零下七十度的上空漂流，仍然活着。蕨类孢子也是一样。这些都是例外。

物种迁入率取决于嵌块的孤立程度，对大象，犀牛，熊和类似的东西，这是极为重要。扩散能力和体型大小之间有渐变的关连。小型的孤立嵌块很可能是空无一物。相连的一区很可能满是生物。这方面有大量证据，也有简单的预测模型。集合种群中可能有逃亡竞争者。

逃犯竞争者进入当地的均衡种群，就会被其他物种欺负。但是，如对手更善于竞争，逃犯竞争者更善于扩散，就可以先人一步跳出来。Finish 群岛的水蚤有很好的调查。以下的螨案例说明一种猎物物种可能在当地种群中趋于灭绝，但可以在集合种群中与捕食者共存。

要点是从当地种群均衡的角度提升到集合种群的角度来看，空间分布的复杂性容许更多东西彼此共存。无论是竞争理论或捕食理论，这论点都是成立的。



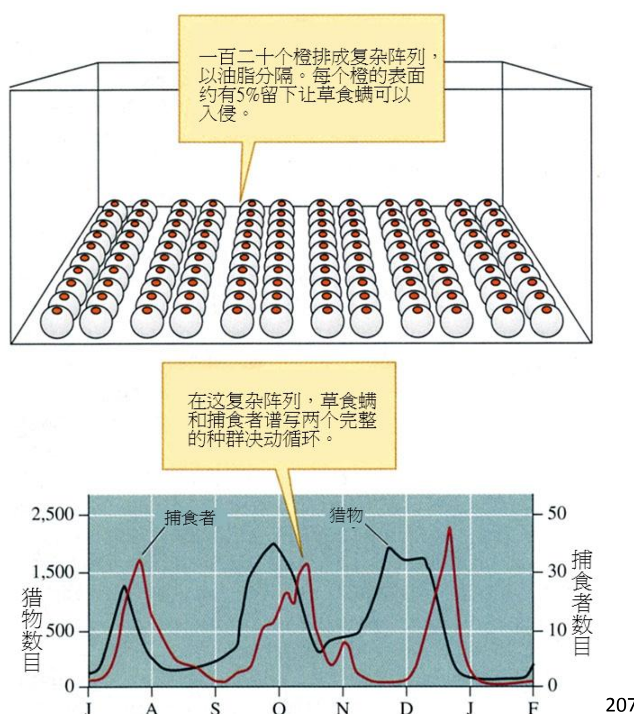
这是芬兰群岛，经常在海上升起，因为那里的冰川升升降降。更新世后，冰川融化。以前被压抑的大陆地壳反弹和升起。因此，这些岛屿持续升上水面。很可爱的童话景观，充满着各种有趣的生物，例如六英尺长的水蛇，有很多鸟类和其他东西。

岛屿之间有小面积的淡水水体，被波罗的海包围；这些水体不是真正的海水，只是微咸。水蚤不能生活在海水，盐度过高。水蚤在这些岛屿之间走动，一个小岛可能有十多个淡水水池。水蚤利用水鸟双脚搬动休眠卵。至少有两个水蚤物种生活在芬兰群岛，一个有竞争优势，另一个扩散能力较高。两种水蚤共同存在，因为互有长短。有了这样的权衡取舍，就可以生成一个持续的集合种群。

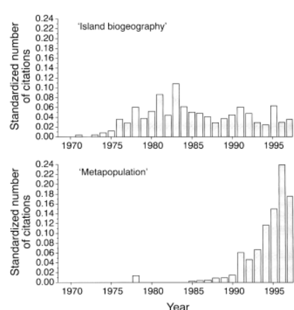
另一案例是 Carl Huffaker 在 1958 年温室中进行的多项螨实验。他想出绝妙主意，设计一个模型系统以探讨空间结构如何影响捕食者／猎物的相互作用。有一种草食性的螨，喜欢吃橙；另一种是个捕食螨，以吃草螨为食物。



Huffaker 用橙子和台球建立了一个生态系统模型。草食螨当然不能吃台球，只吃橙。Huffaker 利用油脂把橙子分隔，改变了物种迁入率。这个可以放在厨柜的模型，实际上是完整的生态系统空间，科学家可以摆弄不同的参数。Huffaker 发现，空间结构可以维持捕食者和猎物的持续性；如局限在单一个橙子，捕食者和猎物都会灭绝；首先是猎物灭绝，之后是捕食者。



[207]



比较这两种看世界的方式，看看科学网上每年的出版物数量，可以看到（上半图）岛屿生物地理学的兴趣在 1980 年代中期达到顶峰，然后下滑；不是去到零，而是下滑。自 1985 年以来，（下半图）对集合种群的兴趣是爆炸性崛起。

这有两个原因。其一是地景碰实是支离破碎，所以集合种群理论已成为保育生物学的组织性概念，人们试图在地景尺度维持生物多样性。这见诸我们周边的一切。

[207] 译注：Huffaker 的生态系统模型是一系列实验，有些橙和台球混合，有些只是橙子。选译图片有较多数据。http://sky.scnu.edu.cn/life/class/ecology/image/14/14-20.jpg

研究和操控集合种群比操控群岛容易。有很多先行者在做实验，例如刚才提到的 Carl Huffaker。他走在理论之前，是走在时代之前的先知。

生态与传染病

有一个流行病学的比喻很有说服力。生态与传染病是有连系的。

宿主等同当地斑块小区。病原体有宿主体内有种群。什么会导致灭绝？要么是杀死了宿主，或者宿主开发了免疫反应。两个原因都可以导致病原体灭绝。

疾病传播率等同物种迁入率。这是大城市爆发麻疹的案例。上周五已提到，很抱歉要再提一次。这是很重要的例子，希望日后各位会记起。大城市爆发麻疹，等同庞大的集合种群，没有任何免疫防御的年青宿主不断加入。敏感小宝宝很容易受感染。在岛屿可算是小型的集合种群。看看福克兰群岛和其他岛屿，只有很少宿主。麻疹或任何其他传染病如果到了这样的小岛，会导致消毒性的免疫反应，令岛上每个人都免疫，要等待有足够的新生儿疾病才可以维持下去。灭绝就是如此反复发生。

1921 至 1940 年间，城市和岛屿的麻疹病发记录		
城市	人口	一年内有一个月没有病例的年数
纽约	七百五十万	没有
芝加哥	三百四十万	没有
宾夕凡利亚	一百九十万	没有
底特律	一百六十万	没有
岛屿		没有病例的月份数目比例
菲济	三十五万	36%
冰岛	十六万	39%
东加	五十七万	88%
圣赫伦那	五千	96%
福克兰	二千	100%

左表是 1921 至 1940 年期间大城市和岛屿的麻疹发病率。这是在发明麻疹疫苗之前，麻疹发病是自然过程。大城市每个月都有麻疹病例。

麻疹病例数目从人口多到人口少的岛屿逐渐减少。福克兰群岛十九年几乎没有麻疹病例，岛民大概很担心到来的船舶可能带来病人。



这四张图片是痲疹病人、病原体、大城市和福克兰群岛。可见大城市的密度是疾病传播的途径。

疾病往往在小岛上走向灭亡，宿主种群会失去后天和先天的抗疫力。如多年后疾病重新迁入，疫情真的是灾难性。1492 至 16 世纪后期，在多米尼加共和国和海地之间的 Hispaniola，因为痲疹和其他疾病，人口从约五十万剧减至三百。

西班牙远征军在 Veracruz 登陆，向墨西哥城进发，先头部队是疫症。墨西哥的阿兹特克军队被疾病痛击一败涂地。但这不是唯一解释。阿兹特克人吃掉俘虏的心脏，不受人民和俘虏爱戴。

只有九百人的西班牙远征军打败了阿兹特克的军队，因为有二十万当地人民也想推翻他们。征服墨西哥是这两个因素。在城市中，病原体种群入侵无人的栖息地，才有机会活下来。这是集合种群和流行病学的救援效果。病原体得到救援，因为有新生儿；他们还没有后天免疫反应，还没有建立应付特定病原体的细胞群。城市中有足够的新生儿，疾病的迁入率，传播率和占据地盘的数量得以维持，让种群可以活下去。

讲座的要点是地理对生态是十分重要，科学家相当努力建立分析系统来解释研究。世界大部份是支离破碎。随着拖网渔船不断深入又深入，即使深海平原也变得支离破碎。在北太平洋采矿，拿起小块的钼和类的东西，就是在继续破坏整个地球。

生物在碎块小区之间走动，创造了整个地景的动态。当地物种灭绝和物种重新迁入可能是完全正常的事情，要有足够大的空间，足够长的时间，才可以建立集合种群动态。

最后要想强调的是，疾病传播和流行病学可以视为集合种群动态，可以视为一个模型系统以测试集合种群假说。这似乎行之有效。下一讲谈论通过生态系统的能量和物质。

建议阅读：

《哥伦布交流，物种交流与灭绝，生物多样性》

〈最後的美洲人：環境敗壞和文明終結〉

第三十讲：生态系统的能量和物质

这一讲谈论不同类型的生态环境，谈到在生态系统流动的能量和物质。一直以来，讲课是大多是关於生物之间和与其他物种的生物的相互作用；生理生态学是关於环境的物理和化学问题。这一讲要看看通过生态系统和生物群的能量和材料；在世界整体层面，这是由物理和化学驱动的范式。

生态系统和群落生态是有区别的，有一些颇为轻松，有一些却是认真的。

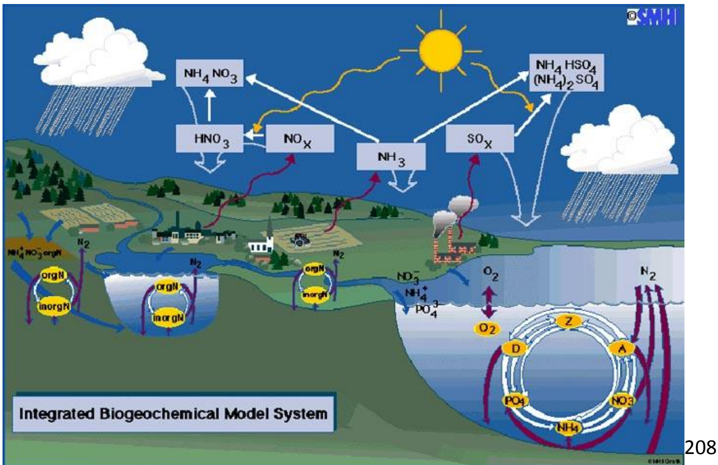
生態系統和群聚生態是的區別		
	生態系統	群聚生態
焦点	物質和能量的流動	物種之間的相互作用
范式	熱力學	竞争—捕食—历史
计量	物理、化学、地质	生物
拉丁术语	没有	有
组块	生态系统分室	物种手度
关连到	生物圈	种群动态

生态系统学 ecosystem ecology 关注的是物质和能量的流动，而**群落生态学** community ecology 关注物种之间的相互作用。生态系统学的热力学范式是关乎质量平衡方程，第二定律，熵增加之类的东西。群落生态学的范式主要是竞争，捕食和历史，以及空间。

科学家以不同准则把现实世界划分为可以处理的规模。生态系统生态学关注在生态系统分室，以及在此走动的生物；群落生态学关注物种手度以及这如何在时间和空间有变化。

生态系统学主要关连到生物圈，研究更大、更复杂的东西，往大方向看；群落生态学向下看，研究群落互动如何驱动个别物种的种群动态。生物和地质是有一定关连，彼此强烈影响。

学术分科会自我演化，发展出不同范式和不同语言来处理问题，分科之间往往保持隔离，不幸的是有时相互诋毁，虽然双方都是分析这世界的有效方法，只是回答不同的问题。



[208]

这一讲以描述层次来介绍通过生态系统的能量流，物质循环和**生物地球化学循环** biogeochemical cycle。对这方面有兴趣，就要认真研究地质学。Ruth Blake 是地质学的生物地球化学循环专家。

---

[208] http://www.chemgapedia.de/vsengine/media/vsc/en/ch/16/uc/images/biogeocycle.jpg

生态学这部份对全球变暖有极重要的影响，这是由单细胞生物驱动，不管是藻类或细菌，都是生命和地质之间的换能器。

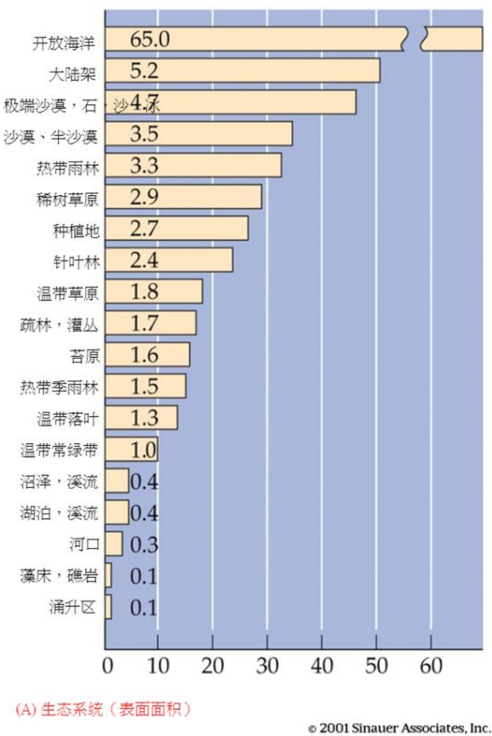
生态系统

生态系统是什么？视乎研究的主事人，生态系统是以很多不同方式运作的抽象术语。总体来说，生态系统是某一地点的生物以及它们互动的物理和化学环境。

这往往是生物群落的一些地方例子，可以是当地一大片苔原，当地一块雨林，一个池塘；或是秘鲁离岸的上涌水域，高山森林，可以是很多不同的事物。

要研究能量如何流动，至少就地球上那些由植物初级生产力驱动的事物而言，万物始於**光合作用** photosynthesis；陆地生态系统的年产量通常取决於温度和水分。

这样的描述排除了水中的所有化学合成活动；这些活动发生在大洋中又深又黑的海水，发生在生物圈地下五至十公里的细菌活跃地带。实际上，遍布地下生态环境的生命，是地球的生物地球化学的重要部分。这一讲不包括在内。



(A) 生态系统（表面面积）

不要以为开放海洋，大陆架，沙漠和热带雨林是地球的主要生物群落，这只是表面面积。



(B) 生态系统（每年每平方米的初级生产力）

看看每平方米的净初级生产力，会得到完全不同的看法。看看开放海洋是如何糟糕。开放海洋是生产力沙漠。为何开放海洋是生产力沙漠？不完全因为没有淡水。生态系统要有生产力，要有浮游动物。浮游动物的营养来自风化或海水上涌。

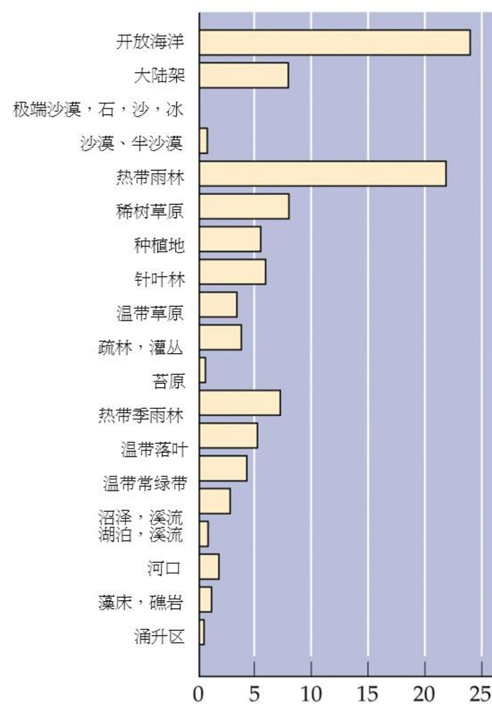
海洋实际上有大量化肥，在三至五英里的深度。海洋顶部是温暖的，底部是冰冷，把中间的水体封锁；冷水没有办法上升，除非有科氏 Coriolis force 或风或类似的力量。因此开放海洋是生产力沙漠。

以每平方米计，热带雨林有极高生产力。一般而言，森林是十分高效。沼泽和溪流是非常高效。藻床和礁岩最具生产力。博物学家要寻找爬行怪怪，捕捉青蛙，找圣诞礼物，应该去这些地方。要观察大量的生物多样性，这些是好地方。

另一个角度是看看全球的初级生产。开放海洋再次领先，因为海洋占了极大部份的面积。从太空观看地球，可以见到全部七大洲刚好可以放入太平洋，太平洋大於各大洲的总和。太平洋大部份是开阔的海洋，有最低的初级生产力。但面积够大，对全球的生产力还是有可观的贡献。

热带雨林也是够大，即使只占地球 31/2 或 4%的面积，雨林的初级生产力极高，贡献也不少。其他分类虽然也有生产，但占据的面积不多，贡献有限。

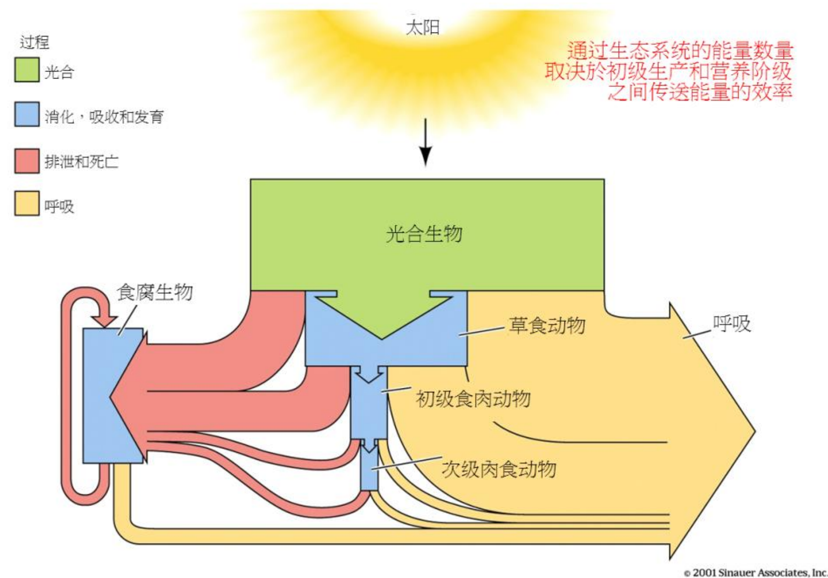
这是地球上能量流动的总体看法，至少是光合作用驱动那部分。太阳发出能量。进入地球的阳光实际上有多少是被生命捕获？植物捕捉光子有什么效率？我不知道确切数字，大概是 0.1%至 1%。



(C) 生态系统（每年初级生產力净额占总额百份比）

即使有三十五亿年的演化历史，地球捕捉阳光还是非常低效。Freeman Dyson 定义不同类型的文明。其中一个文明阶段是可以把一个球体包围整个太阳系，捕获所有来自太阳的光子以运行整个文明。地球只是太阳面上的一个小点，只捕获 0.1 至 1%的光子。这不是一个大数目。

视频：Freeman Dyson 谈论：在太阳系外围找寻生命（中文字幕）
参考閱讀：戴森殼 Dyson shell

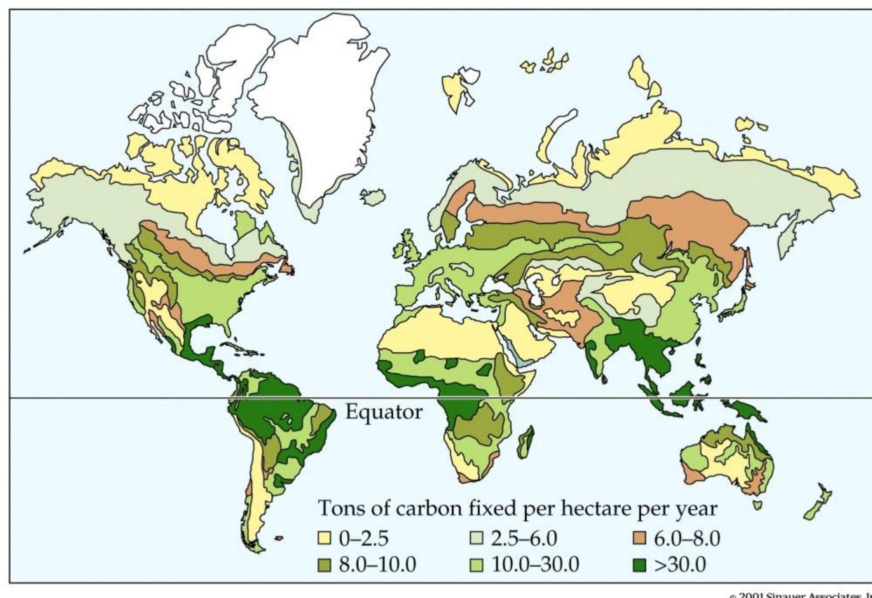


光合生物主要是藻类，所有其他较大的树木植物都捕捉阳光。然后，食草动物吃植物。初级食肉动物吃草食动物。次级肉食动物吃初级肉食动物。红色箭头指向食腐性（屑食性）动物。红色箭头的内容就是排泄物和尸体。红色箭头蛮大的。



想一想，若是非洲没有粪甲虫，会是怎么样？特别是在 Serengeti 或任何大型的国家公园，要穿上涉水裤。一堆大象粪便就有这么多。深深感激粪甲虫和真菌。

我们每天消耗能量。视乎有否参加队际运动，我们每天消耗 3500 和 5000 卡路里的能量。



从太空俯览看到什么？上图的颜色标记是「每年每公顷的固碳作用（以吨计）」。绿色很多，黄色有一点。可见森林是非常重要。越接近赤道，有更多雨水，森林固碳更有效。

这是世界的地面部分。珊瑚礁也以不同时间尺度固碳。热带森林虽然固碳不少，但实际上并不净化大气中的二氧化碳，至少不会还原至均衡状态。因为树木也在呼吸，死后释放大量的碳。只有在森林成长时，才有固碳的好处；之后是均衡状态，树木倒下，树木腐烂，释放的碳回到大气中。

种植很多树木可以暂时解决固定很多的碳，但长远来看，这不是稳定的解决方案，因为树木被烧毁，或是食腐生物代谢，把碳释放，重回系统。珊瑚礁固碳，形成灰岩；灰岩维持很长一段时间。如珊瑚礁因为板块碰撞而撞上了大陆，灰岩形成大理石。大理石采石场是三百万至五百万年前的固碳。灰岩固碳比树木固碳更为稳定，可以维持更长的时期。

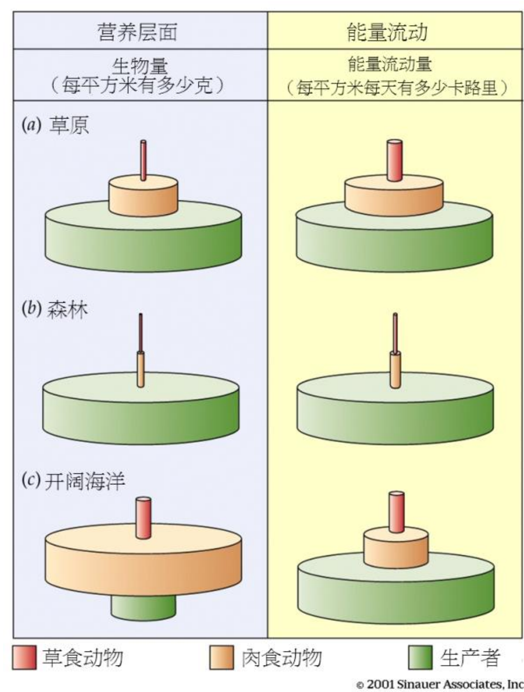
不同种类的森林有一些重要的区别，成长情况也不同；这主要取决於是否落叶乔木或针叶树。针叶林比落叶林每年固碳更多，因为针叶林不断成长，而落叶树掉叶子。

	榉树	**挪威云杉**
树龄	一百年	八十九年
高度	27 公尺	25.6 公尺
树叶形状	阔叶	针叶
每年树叶产量	较高	较低
枯干树叶每单位的光合能力	较高	较低
生长季节	176 日	280 日
初级生产力（碳以吨计）（公倾 $^{-1}$／年 $^{-1}$）	8.6	14.9

针叶树（云杉）的初级生产力，以每年每公顷的固碳吨位计算，大约是半落叶林的倍半。这是值得注意的大规模生物差异。有一些差异可以忽略，但这是很大的差异。

这是生态系统生态学过滤其他生物学细节的例子。生态系统生态学要追踪的是影响能量和材料流量的事物，可能会忽略其他，因为生命本身是够复杂的了。

看看世界各地的草原，森林和开阔海洋，会看到一个食物金字塔。绿色是生产者，黄色是草食动物，红色是肉食动物。只是看生物量，会看到草原有几头猛兽，数量不多；有更多的放牧动物在公地生活，数量较多；最多的是植物。森林是大同小异。

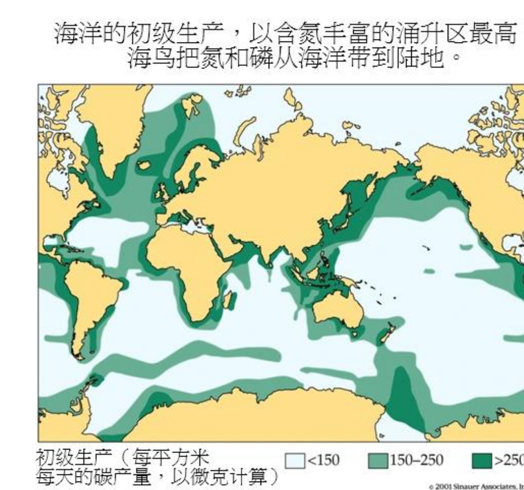


开放海洋很不一样。有少量的大型食肉动物，例如金枪鱼、鲨鱼和鲸鱼等等。有大量的食草动物，植物（藻类）的生物量不是很多。

草原和森林的能量流动量（右图），与现存生物量（左图）非常相近。能量流动量是每天／每平方米每天有多少卡路里的能量流过。但开放海洋有异常，能量流通图是正常的食物金字塔模样。草原和单细胞藻类有什么区别？

以特定意义来说，藻类更为有效。海藻繁殖率快很多。单细胞藻类每天可以有一代至两代；在温暖的河口，每天甚至可能有三代。够运的话，草类一季可能有两三代。

所以效率可能有一百倍的差异。而吃掉这些东西的捕食者有非常长的寿命。藻类像疯了的成长繁殖，海洋的所有滤食性鱼类像疯了的吃掉藻类。



磷虾，桡足类和一切捕食藻类的生物都是放牧者，让藻类保持在较低水平。海洋的生物量远远在海洋的承载能力之下，任何时期生物以指数速度增长，蓬勃生长发育，用不了很多现存生物量就能够维持更多的生物量，因为这些生物发育和繁殖是如此之快。所以开放海洋的左右两图有这个戏剧性的转变。

这是世界生态系统的整体描述。现在看看物质的周期。生态系统的主要分室是海洋，淡水，土地和大气层，彼此之间时刻在交换材料。

讨论科氏力时已经提到上涌模式：营养丰富的水体涌上水面；这是海洋中有最多初级生产的分室。例如秘鲁海岸有以百万计的海鸟捕食以百万计的凤尾鱼和沙丁鱼，这些鱼吃掉以亿计的虾，虾吃掉无数上涌而来的藻类。



寒冷的 Humboldt 海流（秘鲁寒流）在南美洲尾端沿岸从南向北，然后离岸向西前往加拉帕戈斯；海流是朝著赤道方向，赤道的角速度大於南美洲南部。水体随著地球的自转，因而留下有空间。因为南美洲大陆在右边，没有表层水体可以填补，唯一的补充水源是从底部涌出，为南美洲西岸海域带来肥力。这海域是世上最具生产力的海洋生态系统，也是最大的上涌系统，维持著世上最大的渔场。

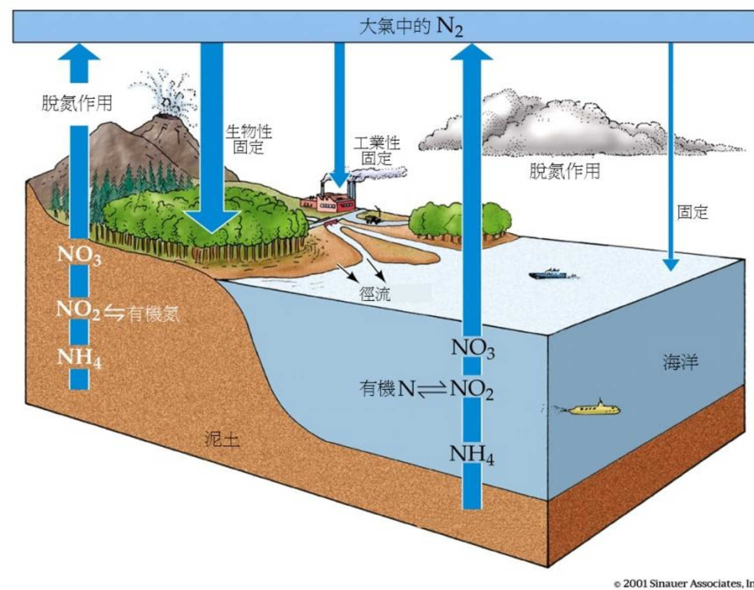
亿万年来，海鸟在近海岛屿上筑巢，以摆脱在大陆产卵的天敌。这些海鸟在智利群岛上留下大量鸟粪。第一次世界战争之前，这是有国际意义的东西，因为氮是制造武器的关键材料。

美国俄克拉何马城爆炸事件，Timothy McVeigh 只是把氮肥与柴油混合，放在卡车，炸毁了大楼。氮有许多能量；硝酸盐是强力的东西。海岛上的鸟粪以前是全球的氮供应地，遍布全球其他许多上涌地区也是。第一次世界大战前，Haber 和 Bosch 想出以高温和压力去固定大气中的，制造氨和尿素。1916 至 1918 年期间，德国是靠这方法制造武器参战。

提出这生动例子，是要说明材料在不同分室和生态系统流动，实际上已影响人类文明的世界史。这案例只不过是海鸟从海洋取出氮，大量放在陆地。

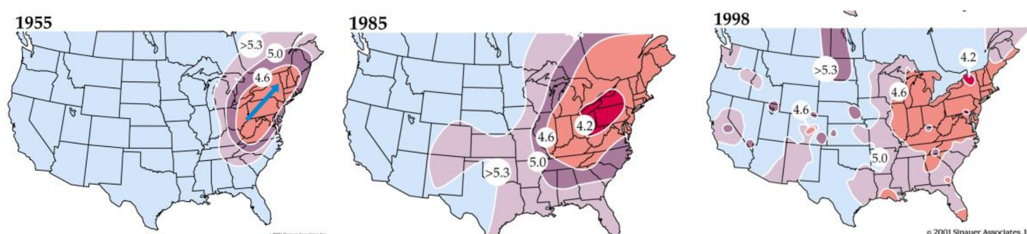
每年全球生产氮肥约一百万吨，约为全球工业能量的 1%，养活了全球人口 40%。这些过程实际上是现代和后现代文明的子结构一部分，从中可见生态系统的服务是什么一回事。在 Haber-Bosch 程序之前，只有生物可以从大气中固定氮素，可说是生态系统功能规模的一项估计。

氮周期



几乎所有地球表层的氮都是不能生物手段取得。氮的 N_2 分子极难有反应，主要是经细菌，蓝藻和闪电被转换为可取用的生物事物。如刚有闪电风暴走过，收集有闪电和没有闪电的雨水；闪电雨水带有稀薄的氮肥。这空中氮肥覆盖颇大的面积。

更重要的是细菌和蓝藻可以把氮转换成硝酸盐。这主要是在土壤中转换。这是生物性固定 biological fixation，在土壤中分解，处理，脱氮，再成为氮气。工业性固定 industrial fixation 是利用 Bosch-Haber 程序。陆地的氮流入大海，为海洋施肥。



硝酸盐和硫酸盐影响人类和陆地生态系统，最重要的影响是酸雨。在美国，人类的工业和汽车等最初集中在芝加哥到宾夕法尼亚州的区域（1955 年地图）。因为 Hadley 胞和喷气流的原因，空气从西到东流动，横跨大陆。加拿大湖泊和美国东北部都录得这些废气。

1955 年，这地区淡水水体的 pH 值已下降到 4.6，开始变酸。这对底部是花岗岩的湖泊，影响大於底部是石灰岩的湖泊。石灰岩是碱性，在水中放出大量碳酸盐，中和酸性。酸雨是大问题，事实上一些湖泊的鱼类种群已消失。美国各地现在有改善空气质量的监控，在很多地方问题已经改善。

但酸雨仍然是严重问题，也造成国际局势紧张，因为加拿大东部越来越受到美国的工业和汽车尾气排放所影响。地球上材料的流动不受限於人为的国家边界。

欧洲的情况更糟糕。德国的工业生产把大量酸性物质放进大气，倾倒在斯堪的纳维亚半岛。半岛的玄武岩盾没有任何石灰岩可以中和酸性。欧盟谈论最多的是如何平衡这些代价。加拿大要承受美国的外部效应，斯堪的纳维亚半岛要承受德国的外部效应；这些冲突需要解决。

水文循环



[209]

水文循环也是至关重要，因为种植植物不能没有水，人类成长也不能没有水。人口已上升超过六十亿，地球的淡水变得非常，非常稀缺。美国的问题极为严峻。亚利桑那州一直叫嚷要从加州多拿一些水源，加州拒绝；洛杉矶要哥伦比亚河改道；俄勒冈州要起义等等。

这和中东和北非相比，只是小巫见大巫。水源争夺战是当地各国冲突的基本原因。土耳其在幼发拉底河和底格里斯河建造水坝，影响伊拉克和叙利亚。以色列和巴勒斯坦的冲突，有其文化，宗教和其他方面的原因，也是关乎水源。

因此，水循环确实很重要。略提一些要点。地球不缺水，只是水体大部分在海洋。海水蒸发，海洋越是温暖，蒸发越多。

厄尔尼诺效应。暖流从西太平洋流向东太平洋，海洋的蒸发增加，大气层含水量增加，雨量增加。从南美洲东岸到亚利桑那州，一直至康涅狄格州。

---

209 http://ga.water.usgs.gov/edu/graphics/watercyclechinesehigh.jpg



海洋是蒸发的非常重要来源，淡水湖泊的蒸发也是重要，水份蒸发，循环通过河流和海洋，进出总量基本上长期保持均衡；只要南极的西方冰盖不倒塌，格陵兰冰原不融化，海洋的水平会保持大致相同。

南极有两块大的冰盖是搁在海底：Ross 冰架面积有法国的大小，南极另一边的 Ronne 冰架少不了多少。如果这两个融化，海洋上升约十米，大约三十英尺。[210]



森林的蒸散是非常有趣的事情。先说一个小故事，再谈亚马逊。地中海地区的乳业曾经颇为兴盛，人们饲养绵羊和山羊。山羊从地景中清除丛林和青草的功夫令人难以置信有效率，基本上把地中海的周边变成沙漠。这大概是二千至五千年前的旧事。

希腊和罗马的文献屡屡记述在北非如利比亚、突尼斯和阿尔及利亚这些地方谷物茂盛，希腊有野外森林栖息地。今天来到这些地方，或许不像图片那样荒凉，但肯定不是阔叶林或丛林区域。山羊影响之大难以置信。为何有这样的事情？



看看亚马逊雨林的情况，可以了解地中海周边发生了什么一回事。亚马逊树木蒸腾，每天从土壤抽取大量水份，蒸发到大气。

在亚马逊河流域，通常尽在中午或下午二时左右，漫天云层，这是当天蒸发的水分，还有来自大西洋的，被西风吹向安第斯山脉，形成云端。因为这样的蒸腾，来自南大西洋的水分子，在到达安第斯山脉前已经历四次循环，四次降雨。森林用水非常有效率。

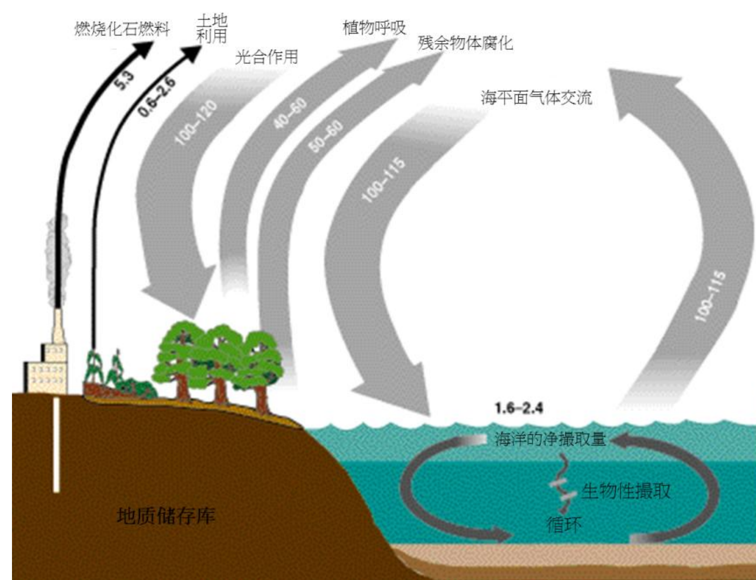
这是正反馈循环，森林维护森林的存在。砍掉森林，降雨量减少，植物总生长减少，加速把森林转化为疏林草原。所以这过程是极端情况。

---

[210] http://en.wikipedia.org/wiki/File:Antarctica_Map.png

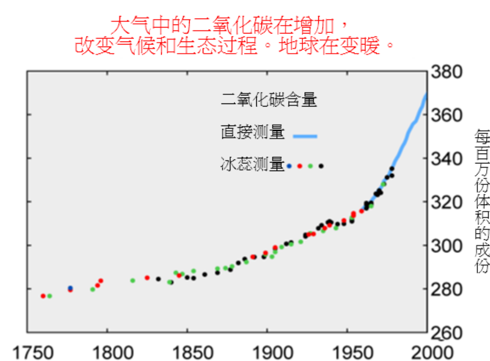
有足够资水份从南大西洋来到亚马逊。Hadley 胞在赤道附近，温暖潮湿的空气上升。无论是否有树木，地球本身的动力已可以产生降雨。但赤道以北 30 度，来到地中海，就没有这回事。地中海有 Hadley 胞循环，寒冷而干燥的空气下降，雨量没有得到地球的力量来再生和补充，也没有水份蒸腾到大气的森林。

碳循环



大多数人知道大气中的二氧化碳和温室气体，以及全球变暖。这是陆地生物撮取碳的主要来源，但实际上只是全球碳循环很小的部分。看看碳循环，有以亿吨计的碳储存（灰色）和一些碳的流通量（黑色）。

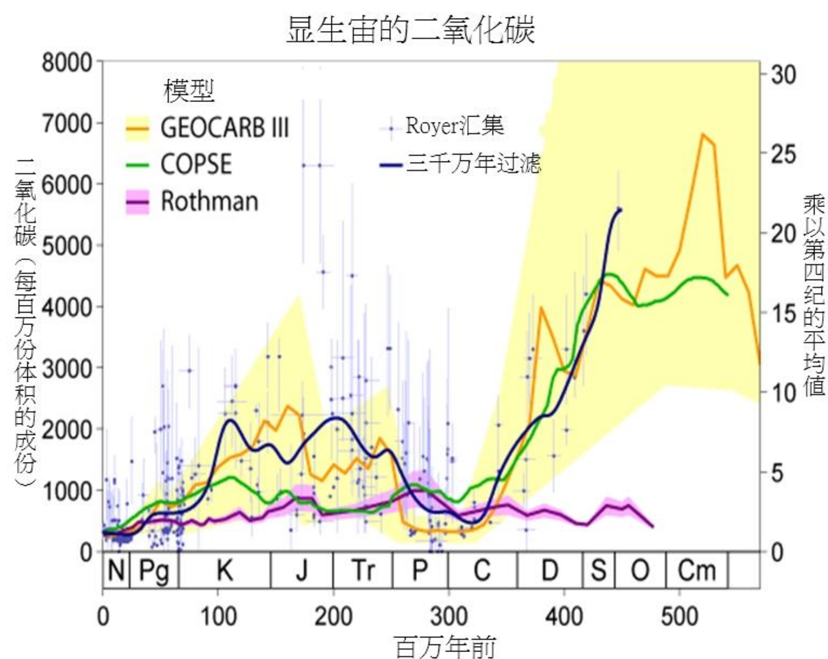
大气中有约 750 亿吨的二氧化碳，海洋表面有约 1000 亿吨，深海有 38000 亿吨碳，等等。植被的储存量少於大气，只及海洋深处约五十份之一。碳在所有这些分室之间移动。全球的化石燃料和水泥生产储存了约 4000 亿吨，每年大概有 5 亿吨排放到大气。看看流通量，海洋和大气之间有大量的交换。光合作用也有相当大的影响。



植物呼吸从大气摄取和排放到大气的东西几乎相等。比对整个过程，从化石燃料和土地利用的增量看来只是很少部份，但关键在於平衡，因为只要平衡稍有失控，改变率会积累。

大约在 1955 年，一位有远见的科学家开始夏威夷大岛 Mauna Loa 测量在 11000 英尺大气中的二氧化碳。他选择这地点，是因为大岛距离任何大陆约 2500 英里，有贸易风把大气混合得很好，得出的混合标准信号没有被本地工业等等事物污染。

浅蓝色实线是 Mauna Loa 的直接测量数据，颜色点点是从冰蕊分析推算二氧化碳在大气中的体积，以百万分%计算。可以看到十九世纪后期以来，人类工业活动不断增加二氧化碳的浓度，正在加速上升。冰芯测量主要是丹麦和瑞士研究人员在格陵兰冰盖抽取冰蕊完成。



换一个时间尺度来看看。图片是对过去五亿五千万年二氧化碳浓度的不同类型测量。蓝线是随著三千万年时段移动的平均数，显示在过去大部分时间，地球大气层的二氧化碳是多於现在；远远超出过去 150 年人类活动和工业的影响。

各种不同的估计方法有一些显著特点。看看奥陶系和石炭系之间二氧化碳浓度的改变：减少了。

这些二氧化碳进入了礁岩，也进入了汽车油罐。石油和煤就是在那时代制造的。当时气候温暖潮湿，地球首次出现了覆盖陆地的大片森林；在这些石炭纪沼泽，一代又一代，千万代植物生长成亡。

二叠世末的危机时代，二氧化碳重新排放到大气有奇怪的现象，涉及到海洋元素。在二叠纪末灭绝，泛大陆解体和海洋环流模式重新排序时，储存在黑海的二氧化碳重新注入大气。

中生代是恐龙和其他亲属主导整个地球的时代，气候相当温暖，植物可以成长。二氧化碳是相当不错的肥料，如二氧化碳供应充足，又没有受限於其他一些营养物质，植物会生长得更快。

在过去六千五百万年，二氧化碳浓度一直下降，直至现在我们视之为正常的浓度。之前有很长一段时间，二氧化碳浓度比现在高出很多。

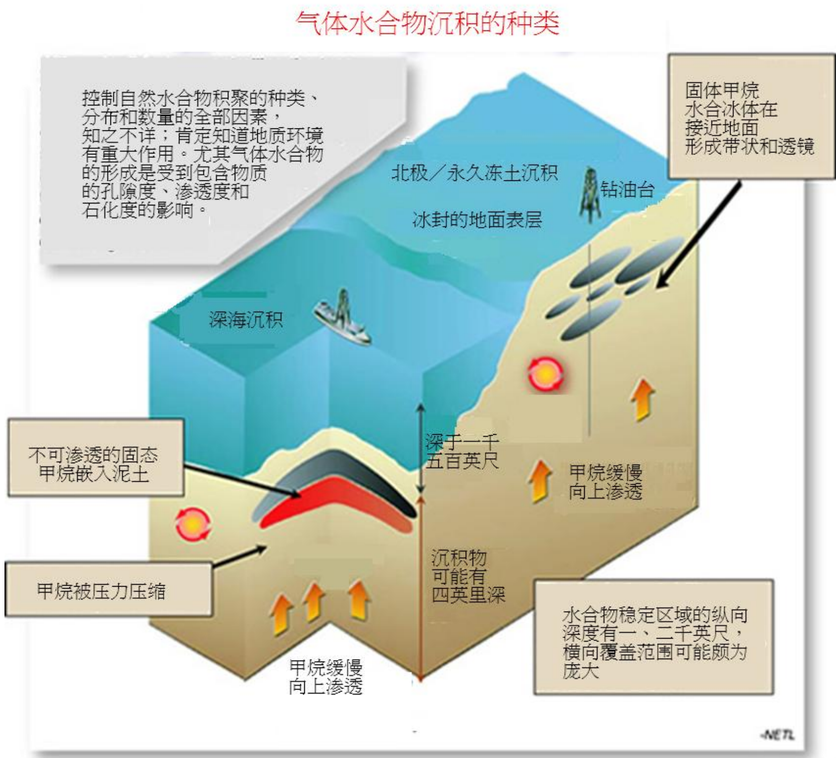
重要的信息是，在地球生命的尺度，全球变暖是微不足道。生命曾经面对这样的问题，以后也会适应得后好。因为全球变暖，将有物种灭绝，但生命不会灭绝。很多物种已经能够适应地球上更温暖的条件，这些事物会因应变暖而大量增加。

这不是说全球变暖并不重要。全球变暖之所以重要，因为海平面上升，天气模式更多变化，这意味著中间纬度地区的干旱和洪涝更为频繁，特大风暴的强度和数目可能增加。志留纪飓风强度近乎无可想象。相对於志留系的飓风，Katrina 飓风只是小菜一碟，遗憾的是我们不知道志留系的飓风有多强烈。

原大气中碳的命运		
碳储存	千吨	%
沉积岩中的石灰石	40,000,000	79.92709%
沉积岩中的有机碳	10,000,000	19.98177%
海洋中的碳酸氢根离子<-	37,000	0.07393%
化石燃料	4,200	0.00839%
沉积物和土壤中的有碳	1,600	0.00320%
海洋中的碳酸离子	1,300	0.00260%
溶解於海洋中的二氧化碳	740	0.00148%
现有的生物质	760	0.00152%
大气中的甲烷	10	0.00002%

列表是原始大气中碳的命运。主要归宿是石灰岩和沉积物，海洋有大量碳酸氢盐。此外有化石燃料，有机沉淀物等等。海洋含有有溶解的二氧化碳，这实际上是二氧化碳分子，不是碳酸氢根离子。现有生物量和大气中的甲烷所占的份量非常小。最有可能向大气排放碳会是那一源头？

事实上这是甲烷水合物。甲烷水合物在冷水中是固体，但只要温度稍微上升，即会溶解和释放甲烷。地球有约 100 万亿立方米的甲烷水合物，储存在沉积物，随时可以排放。如世上的海洋变暖几度，将会有非常有戏剧性的正反馈效应，因为甲烷冒泡了。作为温室气体，甲烷比二氧化碳更有效。如全球变暖，甲烷可能令变暖程度增加三倍和真正加速。



图片显示甲烷水合物储存的地方，例如深海之下的沉积物。北极地区储存不多，美国路易斯安那州对出海底藏量丰富。世界各地还有很多。

磷循环

磷循环不同於碳和氮循环，因为没有磷气相。磷只有固体或液体，也是最稀缺的基本元素。三磷酸腺苷(ATP)，构建 DNA 的磷酸糖骨架，以及能量传输等等都需要它；所有生命都为此需要它。但地壳的存量的确很稀少。



把一些磷酸盐倒到湖泊，藻类会大量繁殖，证明磷是植物种群的限制因素。磷肥对农业生态系统非常重要，磷肥经水道进入湖泊，鱼类死亡。湖泊有丰富营养，藻类大量生长，为何鱼类会死亡？

是因为缺氧。富营养湖泊底部缺氧，因为藻类肯定遮掩了水面的阳光。湖底在什么时候缺氧？有一个蠢蠢宇航员的坏笑话。他说：「我们有新的航天器，可以登陆太阳。」对方问他：「怎样做得到？」他说：「别担心，我们会在晚上登陆。」缺氧现象发生在夜间。

晚上，藻类呆在那里，但不是在制氧，因为没有光子进入，但仍然要呼吸，所以吸尽了所有氧气，鱼窒息而死。正常健康的藻类在夜间呼吸，吸尽了氧气。

生态系统的一些重点。物质和能量在地球的移动是非常重要，也有一些非常有趣的大规模问题。生物地球化学有许多大数字，计算流模型，分室模型和差分方程等等，与地质，物理化学和气象学各方面有连系。这些连系很重要，还没有研究清楚。生态系统生态学和丛落生态必然有重要连击，但仍在探索，这不是很成熟的范畴。

分析这些过程的生态学部分，是研究地球环境的命运，特别是水和空气，都是有重要的经济和政治影响。这是值得关注，学习和记忆的领域，因为这些过程基本上永远影响人类生活的质量。

下一讲讨论生物多样性，研究这是否关乎重要，以及灭绝是什么意思。

第三十一讲：为何如此多物种？影响生物多样性的因素

这一讲谈到生物多样性，以及这应否值得担心，以及如何看待因人类活动引起的灭绝危机。

不要忘记一个非常简单的概念：人类对环境的影响，基本上是〔地球上人类数目 x 各人平均消耗的数量〕这函数，也许再乘以一些含糊因素以表达人类的良好或不良行为。我认为希腊人也许在 2500 年以前写下这方程。这很简单，没有什么特别令人惊讶。

尽管如此，惊讶的是方程式上半部的人口问题，已几乎从从讨论这个问题的公共话语中消失。我认为这是因为有些团体刻意冷处理，认为任何有关人口问题的讨论，不可避免涉及避孕或人工流产，对某些团体来说，这是宗教问题。

这也是世界各贫困国家的冷处理，反对富裕国家，说：「是你们把环境弄得一团糟，不要对我们说三道四，不要干涉我们的生活，这不是我们的首要任务。」不过，长远来看，这方程式是事实。〔地球上人类数目 x 各人平均消耗的数量〕。我们不能摆脱这方程。

科学文献有很多关于生物多样性 biodiversity 问题的研究，灭绝的问题，许多颇为精密的科学分析，把前沿的生态学理论应用于问题。但是，请大家记住：人类影响地球上其他物种这问题，不是通过科研就可以真正解决。要解决这问题，必先要了解人们有什么动机要多生育或少生育，要多消耗或少消耗。

这是一个极为难啃的问题。任何人认为这很简单，只要回想全球金融危机。人们千方百计要刺激消费，为避免贫穷而不顾一切，但带来了环境灾难。我不认为有任何容易答案。

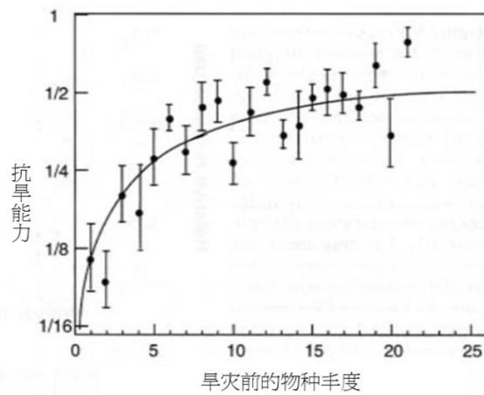
若是调查人们希望有多少子女，良好的社会学研究会指出他们希望的子女数目只是实际数目约三分之二。这说明解决人口问题的最简单方式是无需任何严刑峻法，只需让妇女控制本身的生育命运。开门见山，这是第一要点。

多样化与稳定

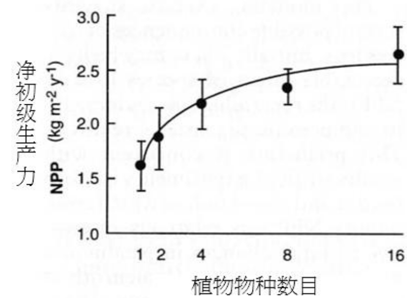
今天从生态，经济，演化和个人观点讨论灭绝。生态文献有一个传统观点：三十至五十年之前，直觉观念认为生态系统越多样化就越稳定。大家都喜欢稳定，不想有太多意外，所以多样性是好事，因为带来稳定。

但 Bob May 其后表明，有更多不同的群落可以更不稳定。多样性与稳定之间没有必然的逻辑联系，有时更多样化的群落是不太稳定。自此之后曾有大量实验，但没有令人信服的清楚模式。最近的理论表明，有时多样性可以增加稳定性。这似乎是一个在移动的目标，我认为我们必须要谦虚：「在任何特定情况下，我们真的不知道会发生什么事。」

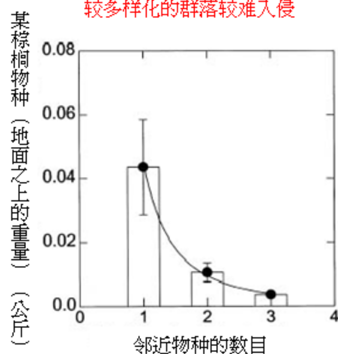
稳定本身就是相当抽象的术语；可以指抵抗力，意味着以不变应万变，经一轮扰动后能够回复原来状态，弯曲但不会折断。在现实世界中，这可能是更重要。



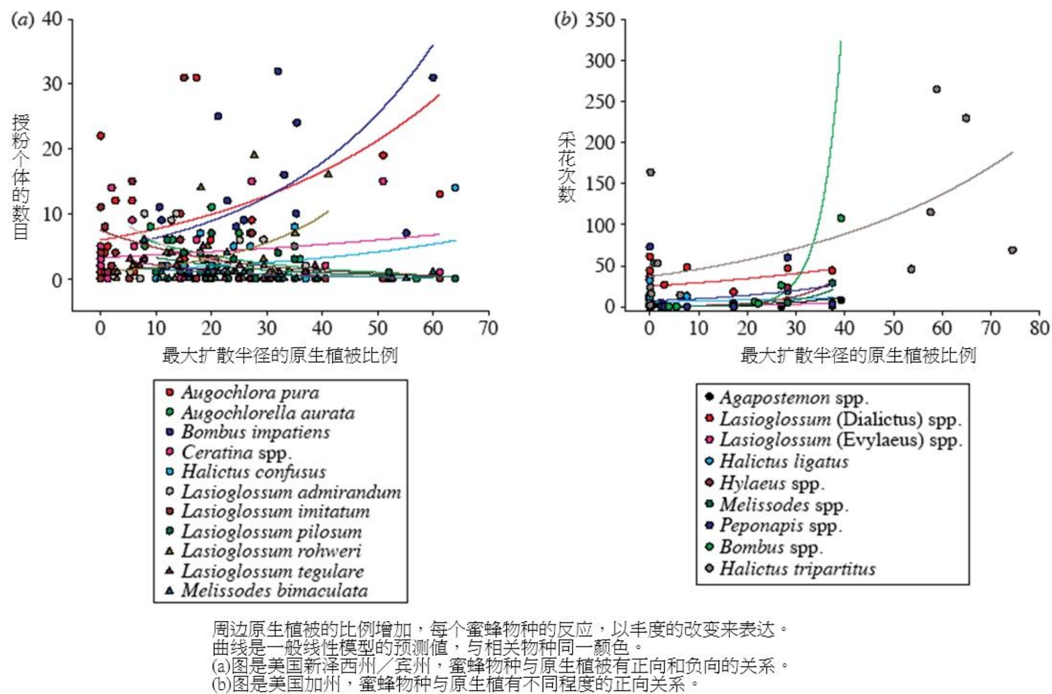
是否可以利用实验知道物种多样性对生态系统有什么影响？这方面有一些证据，数据主要是关于植物，或植物与昆虫。更丰富的群落似乎能够更好抗旱，可能是因为彼此互动的植物能更好节约用水。



看看净初级生产力。随着植物物种数目增加，每平方米的固碳量（以公斤计）逐年上升，然后到了上限；这是递减因素。至少在一开始时，在既定空间有更多不同种类的东西，各自以不同方式划分地盘，更能利用系统的阳光，二氧化碳和水份，转换成有用的生物材料。



也有一些证据表明，随着群落的物种数量增加，外来物种越难进入该群落。这些实验通常在相当简单的实验花园进行。我认为，应用到现实世界的成效依然是未知数；可能奏效，亦可能不是。



周边原生植被的比例增加，每个蜜蜂物种的反应，以丰度的改变来表达。
曲线是一般线性模型的预测值，与相关物种同一颜色。
(a)图是美国新泽西州／宾州，蜜蜂物种与原生植被有正向和负向的关系。
(b)图是美国加州，蜜蜂物种与原生植有不同程度的正向关系。

英国皇家学会在 2009 年发表文章，基本上这说明授粉群落越是多样化，群落的植物越有机会得到授粉，因为不同种类授粉者是相辅相成，它们进入群落是在交换服务。

这一点与生态系统函数有些许连系，因为授粉者是大自然赐予的礼物；没有授粉者，杏仁产业和苹果产业会崩溃。我们做出一些什么事情消灭了授粉群落，或降低其多样性，这篇文章指出水果和坚果作物会失收。

生态多样性似乎改善一些生态系统属性。有证据表明，物种多样性与韧性和抗侵能力有关。研究生态系统功能的科学家不很担心基因的个别多样性，主要是研究物种的多样性。

研究多样性可以有不同层次：可能是研究授粉群落的单一物种，可能是比较基因同源和不同源的授粉物种等等；不是所有层次都同样研究得很透彻。

总结一下对多样性的生态观念。保育主义提出其中一个论点，即是生物多样性对生态系统功能是十分重要。以下是另一个论点。要重置这些服务，会花费多少？

重置成本

我提出这题目，但暂且放下不表，稍后会讨论。若是认为要保持清洁空气，干净水源，授粉服务以及大自然赐予我们许多免费的东西，必须要保持生物多样性，想象大自然变得多余，地球的物种有 90%灭绝，人们才发现生态系统功能下降；那么，这是涉足危险的政治争论，似乎不知道你在说什么。

批评者年复一年说：「地球物种又失去了 10%，生态系统仍然运作得很好。你只是大喊狼来了。」生物多样性如此一步一步的削弱，总有一天下一个物种灭绝时，确实影响了生态系统的功能。这麻烦大得不得了。

我们面对的真正难题是如何告知广大公众和政治家：生态系统有许多冗余部份，作为物种灭绝与影响生态系统功能之间的缓冲；但若是已经淘汰了很多物种，总有一刻没有什么冗余部份留下来，在这一刻生态系统开始崩溃。

看看一些经济参数，看看重置这一切要用多少成本。先看看生物圈二号。

生物圈二号（Biosphere 2）位于美国亚利桑那州图森市南部的 Oracle 地区，是 Ed Bass 及其他人员主持建造的人造封闭生态系统。占地1.3万平方米，大约有8层楼高，为圆顶形密封钢架结构玻璃建筑物。「生物圈二号」建造于 1987 年到 1989 年之间，它被用于测试人类是否能在以及如何在一个封闭的生物圈中生活和工作，也探索了在未来的太空殖民中封闭生态系统可能的用途。「生物圈二号」使得人们能在不伤害地球的前提下，对生物圈进行研究与控制。「生物圈二号」的名字来源于它的原始模型「生物圈一号」，即地球。《维基百科》[211]

生物圈二号要长期养活八个人，每人费用是九百万美元。粗略计算，要重置整个地球以维持现在的人口，需款 5.4 x 1016 美元。

这样的推理必然得出庞大数字；这基本上是经济学讨论的外部效应。外部效应影响他人，但与我无关。这基本上为所处理的问题定调：问题已超出能够处理的范围，没有办法拿出解决方案。稍后会看到一些这样的事情需要内部化。

养分循环	每年 17.1 万亿美元
文化使用	每年 3 万亿美元
废物处理	每年 2.3 万亿美元
干扰调节	每年 1.8 万亿美元
供水	每年 1.7 万亿美元
粮食生产	每年 1.4 万亿美元
气体调节	每年 1.3 万亿美元
水分调节	每年 1.1 万亿美元

外部效应的问题，在经济学中意味着市场未能捕捉外部效应的影响。市场计算没有包括外部效应的后果和成本。Bob Costanza 和队员试图计算生态系统服务的边际价值，即是估算现值的递增改变，不是全部重置。

1997 年，Bob Costanza 等人在《科学》发表文章，有很多数字，以下是一些重点。当然不要求大家记牢这些数字。值得注意的是，养分循环的肥料供养着地球上所有植物，取代大自然要花费 17 万亿美元。

[211] http://zh.wikipedia.org/zh-tw/%E7%94%9F%E7%89%A9%E5%9C%88%E4%BA%8C%E5%8F%B7

几星期前，我在华盛顿听 Ed Wilson 谈到这些庞大数字，他说：「在金融危机之前，在这些重整计划，经济刺激计划之前，我本来以为一万亿是庞大数字。现在随口都是这里一万亿，那里一万亿。过了一会儿，这可是来真的。」

列表是人们确定生态系统的服务，其中包括养分循环，废物管理，供水，粮食，调节大气，调节景貌的水份，洪水等等，那些都是很重要的事物，大自然为我们做了很多事，从来没有要求我们付账。

海洋	**每年 20.9 万亿美元**
河口	每年 12.6 万亿美元
开放海域	每年 8.4 万亿美元
陆地	**每年 12.3 万亿美元**
湿地	每年 4.8 万亿美元
森林	每年 4.7 万亿美元
湖泊和河流	每年 1.7 万亿美元
草原	每年 0.9 万亿美元

看看是怎么回事，会发现海洋的功劳是两倍于陆地，河口提供大量的生态系统服务，很多人喜欢他在河口区域建造房屋：地中海沿岸，美国东南海岸，南加州等等。

大陆陆地重要的部分有湿地和森林，也不能说草原是不重要；草原每年提供约一万亿美元的生态系统服务。

早在 1997 年，地球生态系统服务的边际价值总值约 33 万亿美元，四倍于当年的美国国内生产总値。今天的美国有增加，但我敢打赌大自然服务的重置成本也是有所增加。这些都是庞大数目。

这是估计全球经济的环境影响和环境服务成本有多少是外部化。这是全球规模公地悲剧的估算：我们全体都是个别想利用和使用服务，但我们的个体行为正在侵蚀群落环境。这也是估算我们的行为没有连结到后果，以及我们如何没有清理自己制造的混乱。

这种经济观点被批评为拙劣经济学和拙劣生态学。我认为在接受种种批评和作出修正后，这说法依然有强大的论点，即是大自然为人类提供的物品和服务，其巨大价值是人类不可以重置的。这是不可以忽视的事实，虽然数字可以争论，但论点是成立的。

冗余物种？

物种减少，也许我们还可以活下去。我的朋友 Pierre Henri Gouyon 在巴黎市中心第五区成长，一个相当人工化的环境。他说：「地球不需要千万物种。我们只需要一百一十七个物种。我们需要牛，绵羊和山羊。制造奶酪，葡萄酒和啤酒要有细菌和真菌。换句话说，我们只需要直接让人类生存的东西。如果需要一些东西以提供我们经历过的生态系统服务，也许一些物种，但不需要有一千万种。」

Pierre Henri 其实深信环保主义，因为环境问题与法国政府顶牛而被解雇。他主持电台节目，被下放到巴黎自然历史博物馆，那是生物多样性的储存库。

他提出这论点，是要指出关于生态系统功能和冗余物种的想法茫无边际，也许更好的是有一个起点，从而开展讨论。因为一旦决定保育物种的论点是基于实用理由，利用经济术语来争辩，

就必须有数据和公认的事实支持。以「一百一十七个物种」作为开始，迫使辩论时不得不面对几个严重的问题。这是经济学的看法。

演化生物学家有什么说法？很清楚生命树每一树梢已经存活在地球上有三十五亿年，都活得很好。这并不意味着某物种优胜于其他，但全取活着。

想想物种之间的关系。万物皆有共同祖先，可能的例外是让在座各位咳嗽的那些讨厌病毒。越往后走，越发现万物之间是互有关系。

回到三十亿年前的生命树，古菌和真核生物开始分道扬镳；回到一千五百万年前，旧世界的猴子和原始人类分道扬镳；回到七百万年前，黑猩猩和人类分道扬镳。

从演化生物学家的角度看，一大块 DNA 往左走，一大块 DNA 往右去，但都活到现在，但没有任何形式的道德可以决定谁有权支配，谁有权接管世上的资源。这只是一个中立的模式。从这个角度来看，人类文化是有趣的东西；人类只是在演化游戏的终局才想出「主导」这主意。而人类是赢家。引述我小儿子的说话：胜者写历史，输家写小说。输家是地球上其他物种，几乎都要适应赢家。我们是赢家，主宰这个星球。

想想我们如何对待其他物种：太平洋鸟类有 25%灭绝，目前人为的灭绝水平是百倍千倍于背景发生率，人类文明对地球的总体影响已接近大陨石撞击尤卡坦半岛，那么我认为这可说是「最穷凶极恶的罪行。」

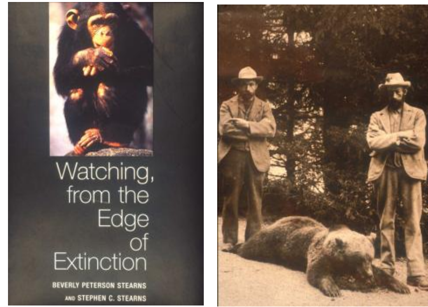
这不是我很喜欢的庄子。我们所作所为已经迫使地球上的其他居民灭绝或步向灭绝。这只是为了提高我们的生活质素，国内生产总值，地球的产品总值；这一切被分析为提高生活水平和经济增长的必须。这是演化学观点。热爱植物和动物的演化生物学家，对人类文化和历史如何影响地球肯定有愤世嫉俗的看法。

人类与物种多样性

公平一些看待人类，我认为如有任何其他物种演化为主导物种，很可能会表现出几乎相同的方式，主导物种之占据主导地位，是因为有一个激励结构，使其具竞争力和非常有效率地提取和利用资源。

如人类的实际行为不能善待其他物种，我认为这是文化对生物学的深远胜利。若是以亲属选择论点来解释，我不以为然，因为我们还没有证明我们能够很好地善待他人，而他们比其他物种与我们更是密切相关。

这一刻，我希望大家认识到灭绝危机和地球生物多样性的意义，是在探讨我们本身的本质和优先事项。在挣扎于这问题时，可能变得悲观或愤世嫉俗，但我认为可以视之为学习的机会，以了解我们本身和与我们互动的大自然。这不是悲观，这只是非常深切和揭示性的情况。



内子和我合着这本书写下我们的个人角度，稍稍告知大家我们为何撰写这一本书和从中我们学会的教训。所以这是名称的书，左图是书的封面，右图是两位猎人，他们于 1905 年在瑞士南部射杀了瑞士最后一头熊。

在美国，爱达荷州和蒙大拿州有同样的事情。内政部部刚刚解除了禁止杀狼。爱达荷州和蒙大拿州大约有八百头狼，有人再次大开杀戒。人们就是这样的。图片的猎人因为猎射一只熊而沾沾自喜。

为什么我们写这本书？早在 1987 年，瑞士政府邀请我评论由美国国会撰写的白皮书，白皮书调查科学的发展，并向国会建议是否有严重的事情需要采取行动。

Peter Raven 和 Ed Wilson 已经把生物多样性危机提升到相当高的层次，国会办公室留意到这问题，并撰写白皮书；瑞士政府要求我和我的小组评估这份白皮书。当时欧盟决定要做点什么，所以瑞士邀请我作为代表，参加由 John Lawton 安排的会议。会议在英国举行，我被要求为呈交欧盟的报告书写概述。以下我读出了几节，也是让我写这本书的原因。

> 「生物多样性危机的原因不是大自然，而是因为人类的经济和繁殖行为。…生物研究不会改变人类行为。改变人类行为只有通过教育，经济，人口政策和决定政策的共同价值观。」至少是民主政体的共同价值观。我们都是欧洲的民主国家。
>
> 「长远的解决方案要求降低出生率和大力改变消费行为。然而，饥饿，不安全和压抑的人互相残杀，他们破坏环境，把物种驱向灭绝。」我们看到在刚果的战争中，偷猎者进入大猩猩保育区，为了吃肉而气势汹汹杀掉它们。
>
> 「因此，政治的挑战是要找出一种方式让人们舒适，安全和自由。这是长期稳定生物多样性的必要先决条件。」我们不能再等待。我们不能等待政治和经济变革，然后才开始保护生态系统和挽救物种。要是这样等待，不会剩下多少可以挽救。我们必须开始执行以保护大自然。」

在这个科学家的会议，我的压轴语是这样的：「科学家们声称他们需要更多的钱用于研究，有钱可用他们都会接受。政治家声称需要更多研究，以避免令人不爽的决定。」这是他们互相帮助的

好办法。不能以研究作为不采取行动的借口。因为我们已经知道：世上人口过多。其中有些人，主要集中在发达国家，消耗太多。两种情况都必须改变。」

我只是简单利落说明。各国的反应确实有趣，从中也可得知一些欧洲的历史。挪威，德国，瑞士和英国支持；法国，意大利，葡萄牙和希腊反对。

法国代表认为这会被极右派利用，有借口驱逐移民；批评我的态度是生态纳粹。和往常一样，每当法国人推到角落里，他们打出「违反人权」王牌。顺带一提，这位法国代表后来成为联合国教科文组织负责环境的领导。这是他的态度。

挪威是非常自我满足和豪华，认为概述远远不着力。他们希望看到一些更革命性的声言。德国认为这是很好的发言。英国认为这是好的。荷兰人喜欢它。我离开时感到震惊，但也意识到人类有很大困难去同意关于生物多样性的价值体系。如果我们不同意，我们不能取得多大进展。

人的价值体系有很多。有些人认为灭绝是坏事，这学系的任何人都是这样的想法，因为他们喜爱动物和植物，这就是他们选择这个职业的原因。也许有人认为物种灭绝并不重要，只需要有健康的经济和挽救世上的所有穷人，为他们提供健康照顾，忘记大自然，大自然只居次要地位。其他人可能认为灭绝甚至是好事。后者是什么人？这些人拥有私有财产，发现有濒危物种，当前美国法律会鼓励他在联邦政府知道之前确保该物种确实灭绝。

因为如果联邦政府知道有濒危物种，可以引用征用诉讼程序；如业主败诉……。我的夏威夷农场主朋友正有这种想法。

因为如此，故此有很多冲突，我们不能达成协议。那么，如何改变价值体系？如何让人们同意？如何转变均衡？我当时认为若是能够展示一个物种灭绝的过程，表达人们的情绪反应，会是一宗好事。内子和我一起动笔。

我原本打算写小说，但发觉二十五年撰写科学论文已经全面摧毁我写出有说服力小说的能力。内子 Bev 是记者，她提议：「我们何不去访问有关人等？」她是记者，知道如何采访。我是有白胡子的大块头，而她非常有同情心，很能向别人拿到信息。

我们决定尝试。第一次访谈的对象是 Christophe 与 Hedwig Boesch 伉俪，是关于象牙海岸濒临绝种的黑猩猩。那一次是感人至深的采访。我们肯定这是好办法，决定写这本书。以下是书中的一些例子。



这是夏威夷岛上的乌鸦'Alala。我年轻时，偶尔看到幼鸟在岛北的天空飞翔。到了 1990 年代当我们开始寻找它时，野生的一百一十只乌鸦只剩下十一只。众多农场中，只剩下一个农场有野生乌鸦。

生物学家为了挽救乌鸦，收集和圈养了过百鸟蛋和幼鸟，但全都死掉。

只有一个农场依然有乌鸦存活，场主 Cynthia Salley 决定不会让任何没有诚意挽救乌鸦的生物学家进入农场。她通知生物学家：若是在她的农场研究，就不能公布任何结果。所有活动立即停止。生物学家发表文章的兴趣更甚于挽救乌鸦。

接下来的事情更为疯狂。美国渔业狩猎部通知 Cynthia 她违反了濒危物种法案；因此，为了挽救乌鸦（记住，已经有百集乌鸦死于挽救之名），他们要派直升机在空中捞捕乌鸦。他们承认没有试过用这样的方式捞捕麻雀。世上只有十一只这物种的乌鸦。因为 Cynthia 不让他们进入农场，直升机就是飞到上空，外挂着一位生物学家用网捞捕乌鸦。

在这疯狂的一刻，Cynthia 向州长投诉，转介到国家科学院，再转介到 Peregrine 基金会。一些有识之士请 Cynthia 放心，他们有办法应付。后来基金会设立了圈养繁殖计划，把一些野生乌鸦圈养起来。这计划仍在运行。

1999 年 9 月，我和 Bev 去了参观。乌鸦幼鸟住在鸟舍，笼子外有一公一母的野生乌鸦，坐在树上，看着鸟舍的幼儿。幼儿乌鸦呱呱大叫，这一公一母就是被噪音吸引。



幼鸟没有野生父母饲养，就没有学会什么时候要闭嘴，乖乖的不作声。被放生了的圈养乌鸦，到了野外还是呱呱大叫，很快就被珍稀濒危的夏威夷鹰吃掉。现在还有一些圈养的乌鸦，但现在都不放生了。这物种只存活在圈养笼子，在野外已经灭绝。



接下来的故事是关于经济和人口进程。这是一个中国历史故事。荷兰外交官高罗佩 Robert Hans van Gulik 除了写了一些不错的中国怪力乱神小说，也收集了这个白面长臂猿的唐代故事。

白面长臂猿目前存在于越南南部和泰国。在中国信史开始之时，白面长臂猿曾在北京北部存活，在山上的雪地过冬。到了唐代，白面长臂猿已被驱逐到长江，之后更被驱逐离开中国。

在诗歌和绘画，白面长臂猿是重要的象征。长臂猿和鹤都象征长寿。道家圣人上了年纪，会变成长生不死的长臂猿。雄性长臂猿的吼叫令人非常困扰。在长江三峡岸边寺院打坐的和尚，可以在早上五时听到十五公里外的猿啼，带来人们对大自然的魔法和神秘的想象。白面长臂猿成为重要的文化对象。



高罗佩绘制这中国地图：白圈是公元一百年时的长臂猿栖息地；黑边白圈是十七、八世纪的情况；黑点是现存栖息地。到了十九世纪，白面长臂猿被彻底赶出中国。

约在公元170年后汉时代，群臣向皇帝进言：长臂猿濒临绝种，必须保护。皇帝同意遣派军队禁止农民砍伐森林。长臂猿走向灭亡，是因为栖息地被破坏。

破坏栖息地，主要是因为人口压力。贫困农民需要柴木举炊做饭。军队保护森林，只是一两年光景。汉朝被推翻，没有了中央控制，而人口进程没有改变。贫困农民依然多生孩子，要养妻活儿，他们要有柴木。中国的森林被砍伐一光，长臂猿从此在中国绝迹。这是二千年前的历史。各位可能质疑近世是否有同样的事。看一看美国这个政治稳定国家最近的例子。

Barton 温泉在德克萨斯州 Austin 市附近。水温稳定，炎热夏天跳进温泉，直是凉爽宜人，干净的水从岩溶形成淌出。真是美好生活



反弹蝾 Eurycea sosorum 生活在温泉。环保组织「挽救我们的温泉 Save our Springs」以它为主题，保育温泉周边地区。有意在该区发展的是 Freeport-McMoRan 铜金公司，背后得到德克萨斯州共和党的支持。

Freeport-McMoRan 铜金公司总部设在路易斯安那州，是世上最大的矿业公司，也是相当残酷的企业，曾聘请印度尼西亚军队平息新几内亚西部的叛乱，因为企业在那里有大铜矿和金矿。他们动真格的。

这企业在幕后支持一项庞大的发展计划，在 Austin 市附近兴建规模大约是三藩市的新城，污水会流入温泉。环保主义者的论据：我们要拯救温泉，因此不能建造新城，这彻底摧毁我们的生活质量。泉水约有二十多个特有物，后来还找到另一蝾螈物种。

然而，美国的濒危物种法案不允许利法律论据去保育没有命名的物种。于是 David Hillis 在 1991 年在科学文献发表文章，正式命名 Eurycea s-o-s-orum。那个 s-o-s 正是 Save our Springs 的缩写。这是可爱的小蝾螈，大约两英寸长。我到过温泉见过它。

争取把这物种列入名册的政治操作确实吓人。共和党参议员 Kay Bailey-Hutchinson 推动法案，暂停全国登录任何物种一年，以阻止蝾螈录入名册。Mark Kirkpatrick 夫妇和环保律师 Bill Bunch 引

用濒危物种法，最后迫使内政部部长把 Eurycea sosorum 列入濒危物种名册，整整花了四年时间。在这四年期间，整个北美洲没有新物种列入名册。小小蝾螈把整个大陆停顿下来。

发展暂时被挡住了。这项新城计划做价数十亿美元，所以这种冲突永远不会终止。我们最近和那里的人联络，想知道近况。他们有一个成功的圈养繁殖计划，稍为限制了发展计划，但压力不会消失。蝾螈能否生存，要看保育人士是否保持活跃。发展的经济诱因必然存在，只会没完没了。

总结这些不同观点。只是以科学观点来看，某些实验表明生物多样性是好事，但结果是好坏参半；以生态系统功能来审查生物多样性的全部论点，诚实的答案应该是：好坏参半。

经济的观点是这些服务的替换成本是非常昂贵，但不是很清楚这些服务是如何取决于多样性，因为我们不知道系统中的冗余，也不知道什么是临界点。

演化的观点是万物互有关连，但多样性没有任何自然价值。演化或纯科学的观点认为大自然是没有价值；不管地球是生是死，其实没有任何区别。

一如长臂猿的例子，人们往往因为文化原因而为多样性贴上人类着眼的价值。在座各位选修这课程，可能因为过往对生物多样性有一些美妙经历。

当我们为事物贴上人们着眼的价值，基本上我们已经赢了战斗，而我们现在的价值体系是我们这些智人把本身的价值体系强加诸地球的其他事物。有人花钱来滥用地球，有人花钱来保护地球。

价值从何而来？又有什么原因？生物多样性危机的有趣案件迫使我们面对这较为深层和个人的问题。遇上积极的环保人士，我认为你真的要问：「他们展出的价值观是否个人口味，或是一些适用于全部人的一般衍生价值？」我碰巧喜欢兰花和江豚等，其他人喜欢吃江豚，我俩都是人类。

想进一步阅读，建议你阅读 E.H. Carr 关于两次世界大战时国际关系的著作，类似现代的 Machiavelli 或 Thucydides，解说世界各国面对深层次问题决策的，实际上是处事是出非常，非常强硬。下一讲讨论行为。

教授的推荐阅读书目：

Costanza, R., et al. 1997. *The value of the world's ecosystem services and natural capital*. Nature 387: 253-260.

Carr, E.H. 1947. *International relations between the two world wars, 1919-1939.* London, Macmillan. (How human nations behave towards each other - other species beware.)

Chapin, F.S., O.E. Sala, I.C. Burke, et al. 1998. *Ecosystem consequences of changing biodiversity - Experimental evidence and a research agenda for the future.* Bioscience 48: 45-52.

Stearns, B.P. & S.C. Stearns. 1999. *Watching, from the edge of extinction.* Yale University Press, New Haven.

第三十二讲：个体觅食的经济决定

这一讲进入课程最后一段。以前有演化，有生态，现在讨论行为。这序列是有一定道理，因为演化有助于解释在生态中演化而来的事物，也解释所见行为的演化。

开章明义，行为生态学对行为的观点：从行为中所见的演化模式，应该反映生物在本身环境中的惯常经历，动物的行为方式应该反映其终生繁殖成功后果的行为。这只是行为生物学的部份。若是想了解所有层次，就必须了解行为如何在种族发育时演化；这需要行为的比较观点，要了解行为如何是适应性或是不良适应。也需要了解行为是如何开发，也就是说从从受精卵到死亡，生物是如何学习。这本身已经是一个大范畴。

最后是需要了解行为的机械性基础。在这方面有许多不同方法可以试一试。可以是神经生理学，可以是内分泌。触发行为模式涉及许多不同种类的机制。这门课主要集中于行为生态学的方法。Krebs 与 Davies 的著作有很好的体现。

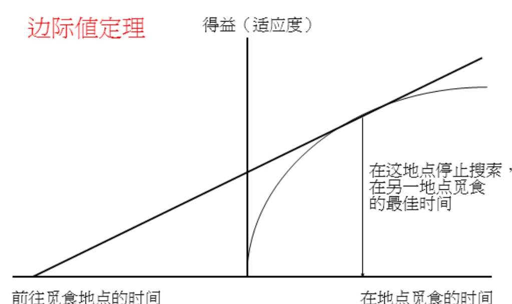
其他问题也是很有趣的生物学。以上只是指出如果对行为感兴趣，有很多方法可以试一试，有完全不同的范式可以用来分析。

以下五讲有五个主题。这一讲讨论觅食和狩猎。下次谈论演化博弈理论，这是了解行为的一个主要分析框架。其后看看交配系统和父母关爱，两者的连系颇为有趣。另一讲是关于不同的生殖策略，与频率相关的策略最好利用演化博弈论来分析。最后是以演化和生态角度分析动物和人类的自私，利他和合作行为。这是我从行为生态学选择的五个主题。要强调这是入门课程。坦白说，整个学期只讲授行为可能更为有趣，因为这是有趣的主题。但本系还有其他课程，有兴趣的可以选修。

觅食

聪明的实验可以得知觅食的生物透露它使用的适应措施，这些实验令人心满意足：无法说话的动物诉说它认为它在干什么。

有两个鸟类品种应付危机的例子。小体型的鸟在寒冷冬夜，往往会冻死，这是残酷的现实。在康涅狄格州的冬天，我常常在家居附近捡起夜间死去的麻雀，知更鸟等等。之后会讨论生物如何因为应付捕食者而隐态或是惹人注目。



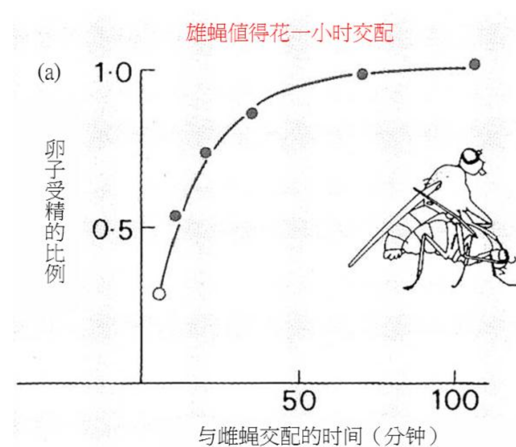
边际値定理 marginal value theorem。边际値定理是处理觅食空间的定理。假设动物通常从家中，鸟巢，躲藏点，巢穴等等地点出发，去到另一地点寻找食物。动物可以选择那一个觅食地点。

长途跋涉才到达觅食的地盘，开始积累表示边际收益递减的觅食曲线。留在地盘的时间越长，觅食更难，因为地盘的食物越来越少。图片的 X 轴是时间，分为跋涉时间和觅食时间，并在开始觅食时积累得益，可以划出得益曲线。直轴是某种类型的得益，可以是食物，可以是配偶，又假设与适合度有关系。Rick Charnov 是我念研究生时的同学，他设计这张聪明的图形，利用几何方法解答何者最优的问题。

看看图形的时间计量，问题是在什么时候应该停止在这地盘觅食，走到另一处？想象从这轴心划出所有可能的线路，曲线的切线有最大斜度。

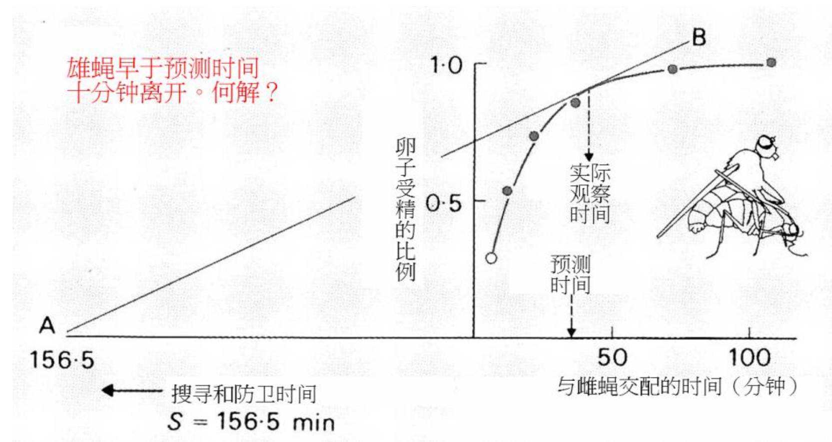
在所有可能的线路中，有最大斜度的切线是极限。超出这切线不可能找到食物。切线定出动物在地盘的生态限制之下可以积累食物的速率。这斜率是 Δy/Δx。Δy 是觅食每时间单位得到的回报，因此，切线是每时间单位得到的最大回报。这只是几何，没有任何方程。

想象你走过阿尔卑斯山的野外，有一些奶牛在放牧，看到在两个生物学家蹲下来检查一堆牛粪。这是我和另一位生物学家 Geoff Parker。



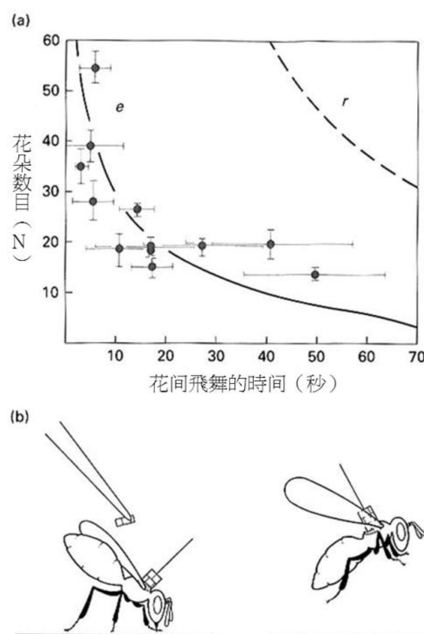
只有有一堆牛粪，粪蝇很快进入，不用一分钟，雄蝇会发现雌蝇，与之交配。问题是雄蝇应要痴缠多久就离开雌蝇，再找第二春？这是可以计算的：如雄蝇留下来，雌蝇有多少后代可得到受精。这开始看来很像是边际值定理的问题。

直轴是直接回报，是生物性边际值定理的最纯粹形式：找到伴侣授精。



有趣的是雄蝇比预期离开的时间提前了十分钟。这实际上是减少或分散风险的方法。雄蝇无法预测何时有新鲜牛粪砸在地上，吸引雌蝇蜂拥而来。雄蝇要花些时间寻找，希望是第一名到达，可以独霸最优秀的雌蝇。因此雄蝇比这项分折得出的答案提早十分钟离开，只是为了对冲第一位到达牛粪的问题。

实际上，这个问题几乎可以量化。当然，这是测量一些非常奇怪的事物。生物学家坐在那里，拿着秒表，看着牛粪砸在地上；这是完全可分析的问题。



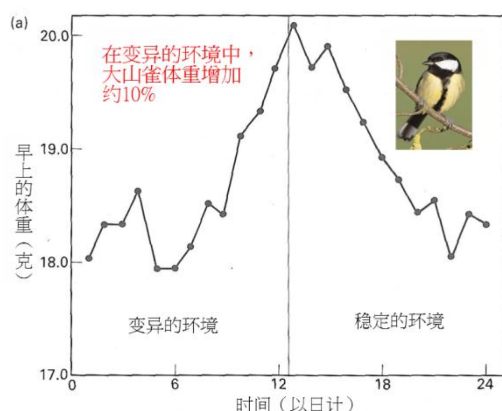
这是边际值定理应用在找配偶的问题。来另一个蜜蜂实验。这是由 Paul Schmid-Hempel 设计的，他是非常聪明的瑞士生物学家。他建立一个模型，可以预测蜜蜂在花间飞行多长时间才回到蜂巢。

他设计了两个不同计量模型，合并在(a)图，这是蜜蜂在花间飞行时间和飞回蜂巢前采花数目之间的关系。模型（一）计量 r，即是每分钟的热能，这是通常的速率。边缘值定理以热能计算收益曲线，即是计算每分钟的最大热能。

Paul 想到还有一个适合度计量，计算 e，即是每消耗一个热能单位可以得到多少热能。两个模型得出颇为不同的预测。他要操纵模型，在蜜蜂背上贴上少许粘丝，增加小小重量（见 b 图）。他于是可以操纵一系列的实验：一些不加重量，一些加少许，一些加多多。

图中的数据看来是蜜蜂透露它们觅食时使用的适合度计量。这是非常聪明的实验。行为生态学的实验可以精确地限制动物的决策，让它们给出答案。

我跳过了数学模型的所有细节，这是研究生课程。重要的是大家知道可以做实验让动物透露实际上采用什么适合度计量。

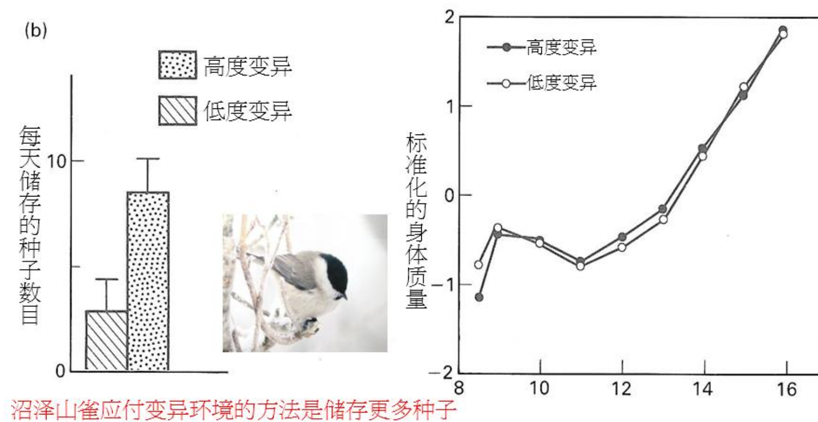


对应付危机的问题，有两个论点。这是小鸟渡过严冬的实验。这是欧洲大山雀，实验是在鸟舍内进行，是可以操纵变化的环境。

实验开始时，经实验者操纵，食物供应没有可预测的时间。食物供应变得不可预测，山雀开始发胖。这有几个有趣含意。鸟类一般不喜欢

长胖，鸟类长胖是因为感觉到食物供应变得非常难以预测。

实验有控制点，切换到稳定的食物供应，环境变得正常和可预测；山雀松弛下来，体重减轻，约而回复正常体重。所以这是鸟类的一种处理方式。



沼泽山雀应付变异环境的方法是储存更多种子

还有另一种处理方式。黑头的沼泽山雀体型较小，实验环境的变化程度可操纵。无论变化程度是高是低，沼泽山雀都没有改变体重，只是尽可能在日间增加体重。

在这个纬度，冬季下午四时已变得黑暗，沼泽山雀的体重在这一刻达到高峰。留意第二天早晨体重打回原形。沼泽山雀应付漫漫冬夜的办法是存储种子，如果环境有高。度变异，山雀会储存更多种子。

两种山雀有密切的亲属关系，有趣的是各自的应付方法似乎没有亲缘成份。大山雀决定增肥，随身携带；沼泽山雀决定要储存种子。这可能是与被捕食的风险有关。要摆脱捕食者，漂亮苗条比又大又肥飞得更快。

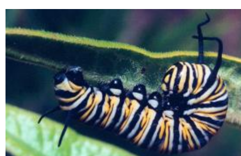
警戒色

捕食行为对猎物有什么后果？警戒色是其中之一，即是猎物的肤色是会毒害捕食者物品的颜色，以颜色警告捕食者。

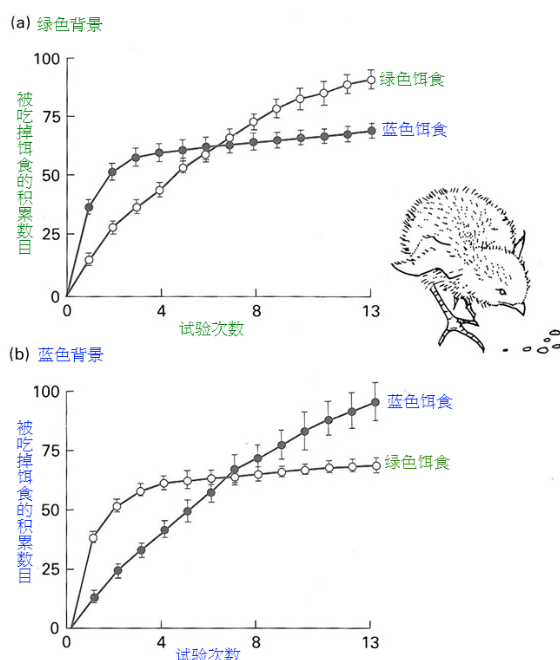
若是把一堆火腿三文治放在食堂，其中五份有氰化物，为了让人们知道这些三明治有毒，应该放置大大的警示标签，写着：「不要吃。」这就是警戒色。



拿起一条有警戒色的千足虫，左右摇晃，它会放出苦杏仁气味。这是绝对安全，只是嗅到千足虫放出的氰化物，不足以伤人。拿起和摇晃千足虫是绝对安全，但可能会为可能伤及无脊椎动物的神经系统而感到内咎。千足虫会放出氰化物，气味像苦杏仁。



帝王蝶毛虫从乳草取得强心配醣体（强心苷），鸟类吃下会引起心律过速，甚至致命；份量对人体也有影响。



这些事情可以做实验证明。以不同颜色的饵食喂食小鸡。饵食染成绿色或蓝色，都用奎宁浸泡。小鸡不喜欢奎宁的味道。绿蓝饵食分别放在绿色背景和蓝色背景。从图片可以看到小鸡一直吃掉与背景颜色一致的饵食，开始避开那些与背景颜色有差异的饵食。学习要一些时间。小鸡不喜欢这些东西的味道，不过避开了那些最容易看到的饵食。

侵略性拟态



如果不是令人厌恶，又不想被吃掉，有另一种适应方法。天择往往会改变生物的形态，别人很难辨认。图片是哥斯达尼加的天蚕蛾。留意图片中央的浅色「树叶」，左边是头部，右边是翼，中间长长的是翅脉。

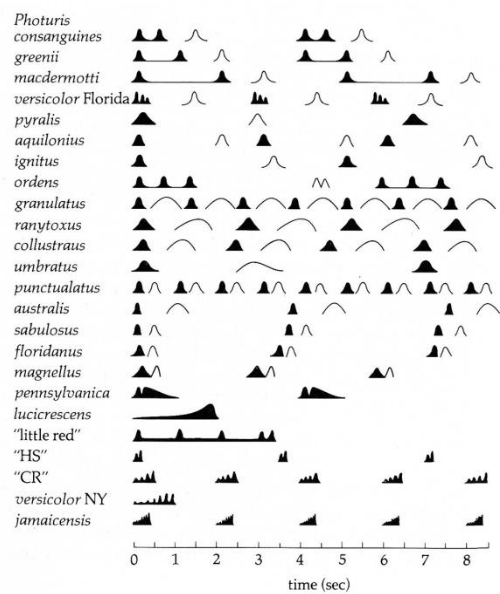
[212] [213] [214]

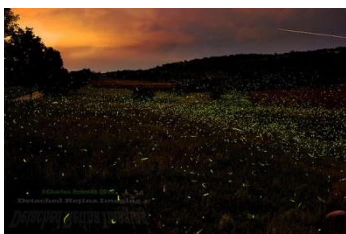
有些生物的伪装是非常精确，象枯叶或其他东西。我最喜欢的螳螂看起来像花瓣，守花待虫，很讨厌。这是**侵略性拟态** aggressive mimicry。

---

[212] http://images.nationalgeographic.com/wpf/media-live/photos/000/006/cache/praying-mantis_670_600x450.jpg
[213] http://www.finiteinsight.com/redmantis/plumAB_black_hiweb.jpg
[214] http://mongabay.org/images/honduras/fauna/insects/Mantis_01.gif

另一个侵略性拟态的生物是萤火虫。萤火虫是甲虫，不同品种发出不同的光信号，各有不同模式（下图是不同萤火虫品种发出的光信号）。




[215]


[216]



萤火虫在夜间飞行，看到信号，以为是同种，过去看看，可能是意中人。这一切只是正常的交配行为吧。

只有雄性才会发光，等待回应；回应者可能是雄性，雌性，甚至是其他品种。有些品种模仿另一品种的光信号，被雌性萤火虫看穿了把戏，以模拟的信号回应，冒牌课飞过去，被一口吃掉。雌性萤火虫摄入热能，在某些情况下，还摄入防御性的化学物质，保护免受鸟类，蝙蝠和蜘蛛的侵袭。


[217]


[218]


[219]

[215] http://farm5.static.flickr.com/4016/4670276031_f6bd1bab0c.jpg
[216] http://www.animalwebguide.com/Firefly-3.jpg
[217] http://www.livingreefs.com/attachments/3053-blackspot-cleaner-wrasse-scan0046.jpg

侵略性拟态是颇为普遍，有几个例子是趋同演化。童年时，我最感兴趣的是剑齿鲇鱼（图 8）。有一些清洁濑鱼可以进入大鱼的嘴里清理寄生虫（图 7）；大鱼从演化中学会这是对己有益，学会放松。巨大的石斑鱼和梭鱼张开开嘴巴，让小鱼进来替它们擦牙。

剑齿鲇鱼（图 6）模仿清洁濑鱼的颜色和行为方式，模仿清洁濑鱼的 S 型舞蹈。大鱼看到这样的小鱼来了，就会放松。剑齿鲇鱼乘机咬掉大鱼一大块鳃，逃之夭夭。就是这些东西令达尔文想到演化令世界充满着利用一切可能机会的生物；侵略性拟态是很好的例子。

「鹊巢鸠占」



捕食、寄生和拟态都和杜鹃鸟（布谷鸟）有关。杜鹃以毛虫幼虫为食，土地使用杀虫剂，杜鹃就会跑掉。杜鹃类似煤矿中发出警号的金丝雀。如果栖息地以前有杜鹃，现在听不见了，这意味着密集农业已经消灭全部毛虫。杜鹃鸟四周找寻别些鸟类的鸟巢，进入鸟巢产下鸟蛋，例如上图的知更鸟鸟巢。杜鹃有整套发育计划，让杜鹃幼鸟孵化早于宿主的幼鸟。

发育计划第二步是这刚刚孵化的小鸟竟然有足够的肌肉协调性和复杂行为，把其他鸟蛋推出巢外跌在地上，让自己独霸天下。杜鹃幼鸟有非常有效的摄食行为：总是张开嘴，发出所有形态和行为讯号：「喂我，喂我，喂我。」被蒙骗的代父代母辛勤喂饲幼鸟，长大后原来是杜鹃鸟。

宿主为什么不扔走杜鹃的鸟蛋？两个物种的鸟蛋有时候看起来很相似，有时不近似，这取决于宿主和杜鹃是那些品种。

眼前所见的现象，我认为有两个原因，但依然不足以充份解释。一个原因是「源」和「汇」的区别。宿主的适应追不上杜鹃，因为被寄生的鸟巢是宿主的「汇」，而没有寄生的鸟巢是宿主的「源」。大多数「源」是来自没有杜鹃寄生的鸟巢。如杜鹃曾入侵，宿主已经没有下一代。因此，适应的是没有杜鹃的「源」，不是「汇」。

还有另外一个问题。若是开始演化出把异类鸟蛋推出鸟巢的行为，还不是十分精准时可能犯下严重错误，误杀了自己的鸟蛋。这种行为必须精湛和熟练，必须跨过这门槛，才会有所得益。在这之前，练习是成本昂贵的行为。

---

[218] http://www.fishchannel.com/images/fish-news/cleaner-wrasse-eel-500.jpg
[219] http://www.islandream.com/photos/blenny0808a.jpg

宿主没有赶走杜鹃鸟蛋的另一原因，是因为杜鹃可能转移目标，找另外的冤大头。可能杜鹃一百年来寄生于知更鸟的鸟巢，知更鸟可能慢慢开始演化出一些办法应付杜鹃，到时杜鹃开始转换宿主了。

杜鹃鸟这样做已经有一段时间，在栖息地不同物种之间走动，总是先走一步，因为它们的演化总是稍稍超前宿主。这个过程是很难观察。

从上图可见，鸟蛋模仿不是很精准。这个杜鹃鸟的品种，可能较为近似其他宿主物种；有些品种更近似知更鸟。这可能是另一种合适的物种。即使鸟蛋模仿不是很精准，令人费解的是为何宿主不扔走更多杜鹃蛋。这是有趣的问题。

兽群狩猎



现在谈谈兽群狩猎。这情况很有趣，一方面是可以量化觅食风格的好处，也可以以量化角度来看，动物是否为本身做到最好。研究兽群狩猎，也解答了动物应该集体生活的整个问题。人类是集体生活和狩猎的灵长类动物，所以这有趣事情值得我们思考。

当个体加入集体，是作出非常基本的决定：即使要分享食物，集体协调狩猎的得益还是值得的。除非是非常有信心的领导者，一般参与集体狩猎是要分享食物的。狼，土狼，非洲狩猎犬和鬣狗独自捕猎小猎物，但集体追捕大猎物。在北极的 Ellesmere 岛，狼独自狩猎田鼠和小鼠。



如果决定解决像麝牛这样的庞然大物，就会组织狼群，协调分工，各有角色。当然，麝牛有应付措施，也组成集团，形成保护圈，全部朝外对狼对峙[220]；麝牛的锐角是保卫自己的武器。每只非洲狩猎犬约重 50 至 75 磅，但五，六只可以合力杀死体重五百磅的斑马。有趣的是非洲狩猎犬懂得因应猎物的体积而选择单独或集体狩猎。

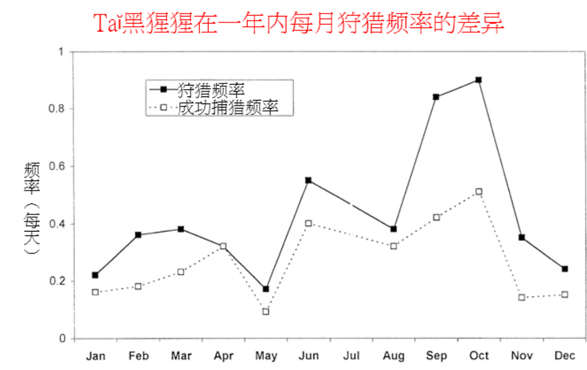
土狼，非洲狩猎犬和鬣狗的行为一致相同。非洲狩猎犬一般捕食小鼠或鸟等等，但实际上可以狩猎斑马。

现在看看黑猩猩的血淋淋行为。黑猩猩用调味料，带一点点香料的杂草。（译注：教授讲课在这一刻播放录像。）

---

[220] http://t0.gstatic.com/images?q=tbn:ANd9GcTbniPOs7hB470e5V7vcy2ZyNdk_Isj4OTZkg4rSJtajQm3tkmqovZwcmG24Q

Christophe Boesch 是灵长类学专家，自 1979 年来长期在象牙海岸的的 Taï 国家公园研究黑猩猩。我在 1989 年到他的研究站与黑猩猩共进午餐，当时是吃水果，不是吃疣猴。当时有六十头猩猩，后来因为埃博拉病毒和偷猎只剩下一只雌性猩猩。现在有了新的群体，大概十五至二十只。



分析黑猩猩为何选择集体追捕狩猎。增加的得益必须多于成本：成本就是「分享食物」。黑猩猩只在雨季集体狩猎。在干旱季节，它们敲碎坚果。这些黑猩猩实际上有文化，教导后代如何用锤子和铁砧敲碎坚果。在象牙海岸某河流西部是这样的情况，在非洲其他地区不是如此。在九月和十月，黑猩猩频繁出动狩猎，二月没有那么频繁。我在二月去到，很幸运能看到一次集体狩猎。

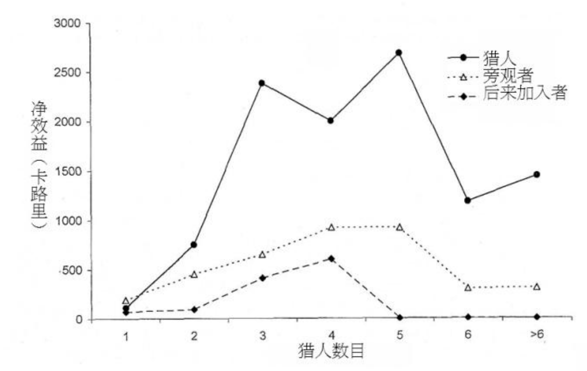
在Taï，Gombe和Mahale黑猩猩集体狩猎的倾向。
表列显示观察所见每次狩猎的最高组织水平。

	单独狩猎	集体狩猎	协作
Taï	52 (16%)	274 (84%)	211 (77%)
Gombe	55 (64%)	31 (36%)	6 (19%)
Mahale	14 (28%)	37 (72%)	0 (0%)

Taï黑猩猩（1984-94年）：狩猎小组规模
对捕猎成功和狩猎时间的影响

猎人数目	狩猎次数	狩猎（%）	成功捕猎（%）	狩猎时间（分钟）	协作（%）
1	52	16	17	4.6	0
2	70	21	26	8.9	47
3	70	21	53	10.6	74
4	58	18	69	13.9	93
5	40	13	63	18.1	90
6	18	5	61	30.7	100
+6	18	5	89	38.5	100

如成功捕猎是集体小组成员数目的函数，以上列表是三处地点的研究数据：Boesch 在 Taï，Jane Goodall 在坦桑尼亚的 Gombe，Mahale 在日本。从列表可见越多黑猩猩参与集体狩猎，狩猎越可能有收获，狩猎时间越长，协作程度越高。这是团队行为，成员各有角色，学会发挥团队作用，学会有利团队的行为，这样团队有更大成功。



如狩猎成功是团队规模的函数，可以看出五名成员团队的净效益（直轴）是最高。净效益是以热能计算。这是运动生理学的计算方法，可以计算不同体型的疣猴有多少卡路里。疣猴是黑猩猩的猎物。如团队有多于五名成员，效益不是很多，与旁观者相比，效益几乎相同。后来才加入团队的后来者一般都得不到什么油水。

这一次狩猎由队中最年长的雄性猩猩 Brutus 带领，负责拦截。它有几项创新的战略。

黑猩猩集团经常和邻近的集团竞争。Brutus 想通了：作为弱势集团，面对强大集团时，例不如跑到边境叫骂。对方走过来，Brutus 命令本身团队安静下来，然后雄性猩猩从后包抄，俘虏对方阵容的雌性猩猩，造成混乱。这样的偷袭往往能够打败规模较大的邻近集体。试想这需要多少战略思维才想去这样的战略。Brutus 是聪明的家伙。

Macho 挑战 Brutus 的领导雄性地位。Macho 参加集体协作的狩猎。要进入权力平台，首先要懂得合作。Rousseau 是旁观者，少有参加集体狩猎；它之前被豹子袭击，阴囊有一半被撕掉，还可以活下来，太不可思议。

成功捕猎后猎者依角色的肉食摄取量			
战略	次数	食肉数量（时间以分钟计）	霸占食物数量（吃食和分享时间）
旁观者	314	27.8	32.2
捕手*	139	58.6	85.4
追逐者	181	24.2	31.5
狙击手§			
半预测功能	86	27.3	35.5
全预测功能	70	44.8	61.8
双预测功能	17	54.3	84.8

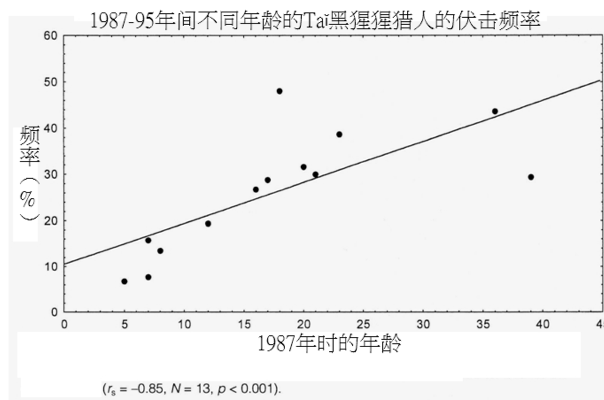
＊成功狩猎后，捕手，追逐者和狙击手的次数包括在捕手名下。

§猎手的预测功能分为三类。

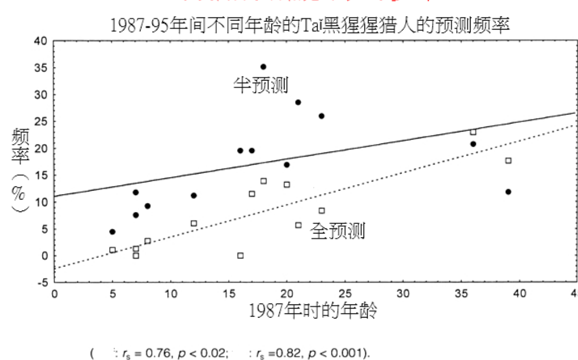
以上列表是猎物的分配。旁观者往往是雌性，往往在捕获猎物后半小时才吃肉，捕手通常得到最大份。有趣的是有多少被分享。

狩猎行动很有趣，可以分类为「半预测」的原始，不是非常协调的追捕；「全预测」是一头黑猩猩成功预测疣猴往何处去，赶上去阻截；「双预测」更是复杂。列表显示吃肉数量是根据追捕的复杂程度而提升。

黑猩猩为了要隶属集团而交税，纳税是就是通过分享猎物，预期愿意为了团体利益而放弃个体利益。还有另一件事：旁观者的奖励是以「性」交换食物。似乎税收和卖淫都存在于黑猩猩集团。



黑猩猩是怎样学习？不同年龄的猎人有什么伏击的频率？伏击是颇为复杂的战术。这不是很复杂的大集团狩猎，但这迹象表明小黑猩猩有学习如何狩猎。图片的横轴是年龄，直轴是伏击的频率。小猩猩五岁才断奶，开始参与狩猎，到了青少年时期才认真参与。到了三十五岁真正达到高峰。成为有效猎手需时约二十多年学习。这是相当惊人。



如把狩猎行为分类为「半预测」和「全预测」，从图片可见狩猎中的全预测行为是较低，需要很长时间才追上半预测行为的频率；需要很长时间狩猎行人才会成熟。

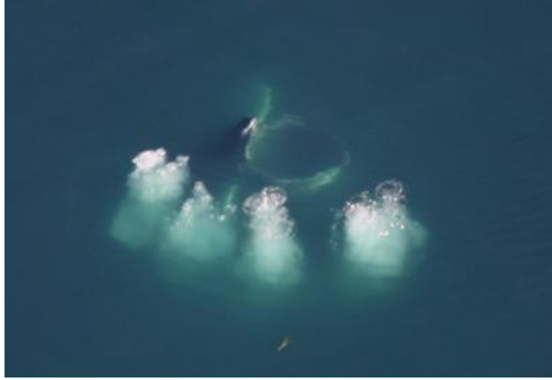
总结觅食和狩猎涉及的行为，讲座提出两个范式。其一是边际値定理，是关于应该如何决定何时停止在一个地点狩猎，什么时候在一个地点停止交配，出走到另一个地方寻找食物或交配；在新地盘有一段距离的空间情况下，这定理是成立的。

另一个范式是个体狩猎与集体狩猎的成本效益分析：不同狩猎行为有多少热能收益。生物的本效益分析不是很精准，但事实证明是越来越接近最佳收益。

这指出狩猎基本上是微观经济学，是非常短期的自私行为。集体狩猎看起来似乎不是那么自私，但以热能奖励来看是相当自私，看起来是长期自私。分享食物有助稳定关系，得益是未来日子的狩猎和性机会。

（译注：黑猩猩这部份的内容，教授取材自 Christophe Boesch 的两篇年文章。请参见以下附录中译本〈昏暗的森林，聪明的黑猩猩 Dim Forest, Bright Chimps〉和〈TAÏ 黑猩猩的协调狩猎角色 Cooperative Hunting Roles among Taï chimpanzees〉。）

集体狩猎除了黑猩猩的复杂战略思维例子，还有座头鲸的泡泡网。



221



222

座头鲸在阿拉斯加和南极洲附近集体寻找鲱鱼鱼群。妈妈鲸潜到鱼群之下，不除不疾绕圈，让鼻孔喷出的空气泡围绕着鲱鱼形成泡泡网。

此时，她的复杂通话行为发出一些小信号，整个鲸鱼家族俯冲而下，到了鱼群之下再一起升上水面，齐齐张开嘴巴捞捕鲱鱼；一次集体活动可以把两、三吨鲱鱼鱼群一扫而空。五、六尾鲸鱼彼此一起行动。

其他物种有非常有趣的例子，似乎有复杂的认知能力和良好信号，学习这些相当复杂的行为。我认为黑猩猩狩猎是最有趣的例子，可是颇为血腥，希望各位享受午餐。

---

[221] http://www.dosits.org/images/dosits/BubbleNet_HBW_GulfofMaineProductions_400.jpg

[222] http://imagecache5.art.com/p/LRG/31/3166/DFOGF00Z/ralph-hopkins-a-group-of-humpback-whales-bubble-net-hunting-and-feeding-together.jpg

附录

昏暗的森林，聪明的黑猩猩：在象牙海岸的雨林，黑猩猩以协作狩猎和原始工具面对生命的挑战

Dim Forest, Bright Chimps：In the rain forest of Ivory Coast, chimpanzees meet the challenge of life by hunting cooperatively and using crude tools

作者：Christophe Boesch, Hedwige Boesch-Achermann

原文发表在美国大自然史博物馆《博物史 *Natural History*》，1991 年 9 月号。

象牙海岸（科特迪瓦）的 Taï 国家公园，1985 年 12 月 3 日。擂打树木声，吠声，尖叫，黑影似的黑猩猩急于穿越丛林，急于加入其他黑猩猩的圈子。这个有七十名成员的圈子以 Brutus 为首，此刻它满怀自豪和自信，笔直站着，一手抓住吓坏了的红疣猴。接下来，它开始在黑猩猩群中游走，紧随其后的是它的寵妃和其他雄性追随者。它似乎在品味这一刻无争议的优势，在高树冠狩猎的高潮。胜利不是它的个人光荣。捕捉这些猴子，合作是必不可少。Brutus 会肢解猎物，和参与狩猎的雄猩猩以及全部雌猩猩分享。猩猩分得食物，会多多少少和子女，亲戚和朋友分享。

1979 年，我们开始长期研究在 Taï 国家公园未为人知的黑猩猩群，公园有 1600 平方英里的热带雨林。在这之期，我们最感兴趣的是黑猩猩，利用大自然的锤子，树枝和石头，打碎产量丰富的五种硬壳坚果。海獭躺在背上，用石头锤打鲍鱼壳，是熟悉的画面，但从来没人见过灵长类动物在野外以石块作为锤子。Jane Goodall 数十年来研究坦桑尼亚 Gombe 的东非大草原黑猩猩，用树枝从巢穴抽取蚂蚁和白蚁，从蜂窝抽取蜂蜜，但从来没有见过黑猩猩懂得用锤子。

随着研究工作开展和证据积累，我们惊讶于生活在 Taï 森林的黑猩猩，与稀树草原远亲的生活方式有多方面不同，两个种群的不同狩猎方法最耐人寻味。Goodall 发现黑猩猩捕猎猴子，羚羊和野猪；日本生物学家 Toshida Nishida 在 Gombe 以南一百二十英里的 Mahale 山区长期研究，也有同样的观察，所以 Taï 的黑猩猩也吃肉并不是意外发现。我们感兴趣的是黑猩猩狩猎时有多大程度的合作。1953 年，Raymond Dart 提出集体狩猎和合作是智人演化的关键因素。这论点后来已大幅度修正，集体捕猎也见诸一些聚居的食肉动物（例如狮子和非洲野狗），甚至一些捕食鸟类。尽管如此，许多人类学家依然认为合作狩猎和分享食物，在一百八十万年前早期人类发展如此典型的人类社会制度晓，发挥了核心作用。

我们希望，了解森林黑猩猩的行为有助了解当时人类进化的当前理论。在开始之前，我们要使到黑猩猩从落熟悉我们的存在。长长五年过去，我们才能够陪同它们每天上路穿越森林，「我们的」群聚大概有十二平方英里的地盘。黑猩猩是清醒和害羞的动物，在树高六十五英尺雨林的有限视野发现它们更加困难。我们必须依靠声音，主要是它们发声和擂打树木。雄猩猩往往在穿行森林时擂打发哮，猩猩接近巨大的支撑树时，全速飞越，手脚并用打反复擂打。

擂打声在森林回荡，可能超过半英里。开始时，我们不知道黑猩猩如何走动和谁有擂打，往往不知所措。最终我们了解到，雄性领袖在白天擂打，让其他成员知道走动的方向。但是在某些日子，只有黎明时份一些间歇擂打声是整天的唯一信号。如当时我们远离听不到，往往只有猜测。

在这些艰难的早期日子，黑猩猩的特性习惯救了我们：打碎坚果是嘈杂的行为，以至在法国殖民统治的初期，官员甚至提出理论，认为有一些未知部落在不可穿越和危险的丛林中擂打铁器。

黑猩猩打碎坚果，往往花上几小时；我们追随这些声音，逐渐能够来到黑猩猩的六十英尺范围。当时很少看到黑猩猩（我们太接近，它们跑掉），但即便如此，在它们碎果之后离开留下的证据说明它们吃什么类型的坚果，使用什么种类的锤砧工具；多亏了坚果裂开的非常独特噪音，我们可以计算打碎坚果要打击多少次，以及每分钟可以打开多少坚果。

数月后，我们开始追上黑猩猩，在它们跑掉之前看到几眼；后来能够更接近，看着它们工作。黑猩猩从地面收集坚果。一些坚果是较难打碎。Panda oleosa 树的果实最坚硬，要用上三千五百磅的力度才可以砸开。Taï 黑猩猩使用的石锤从十盎司到四、五十磅的花岗岩块。但森林中少见有石头，更不要说在果树附近随手可用。通过近距离观察和在某些情况下模仿黑猩猩处理石锥的方法，我们了解到黑猩猩很有能力在附近找到正确的工具。Taï 黑猩猩能记忆散落在 panda 果树附近，往往看不到的石头位置。黑猩猩不用奔波找寻石头，就可以选用最接近果树，最适当大小的石头。这些空间表现的心理能力可以媲美九岁的人类。

要从 panda 坚果取出四个内核，黑猩猩用锤必须非常精确。一次又一次，我们看到黑猩猩把二十磅石头高举过头，强力敲打十几次，然后使用锤子，从四英吋高转用轻力敲打，最后折断一树枝挖出小片内核。有趣的是，雌猩猩比雄性更频密打碎 panda 坚果；使用工具的性别差异，森林黑猩猩似乎比草原黑猩猩较为明显。

经过五年实地考察，我们终于能够近距离追踪黑猩猩，渐渐洞察它们的狩猎方式。一天早晨，我们跟踪一组六头雄性黑猩猩巡逻了三小时，进入了北部别的黑猩猩的地盘。（有五组黑猩猩均匀分布在 Taï 森林。）这些入侵行动似乎是每月一次，似乎是为了防卫领土；黑猩猩完全禁声，保持警惕，留意有没有麻烦。一旦巡逻结束，回到自己的边界，黑猩猩转移注意力到狩猎猴子。猴子是森林里数目最多的动物，多个品种一般以大规模群体出现，森林的十种猴子更容易成为黑猩猩的食物。黑猩猩最爱吃红疣猴，红疣猴行动相对缓慢，体重近三磅。（羚羊也生活在森林，但我们在 Taï 的十年，从来没有见过黑猩猩捕捉，甚至追赶。与此相反，Gombe 黑猩猩有时遇上小鹿，也会抓住机会。）

这六头雄猩猩默默地走动，凝视着植被，不时停下来监听猴子的声音。没有一头猩猩进食或照护自己。我们贴近跟着 Falstaff，因为它完全容忍我们，是最敏锐，最有经验的猎人。即使 Falstaff 留在后方，它控制步伐节奏；每当它停下来，其他黑猩猩停下来等它。三十分钟后，我们听到了猴子在树枝间跳跃的明确无误噪音。黑猩猩默然无声望向树冠。这时，一头黛安娜猴

发现了它们，发出警报讯号。黛安娜猴非常警觉，跑得快，体重只有疣猴的一半。黑猩猩很快放弃了，继续搜索更容易，更多肉的猎物。

不久之后，我们听到红疣猴的特征咳嗽声。突然，二十岁的 Rousseau 和 Macho 突然行动起来，奔向咳嗽声。Falstaff 似乎很吃惊它们的轻率，但片刻犹豫后，他也跟着跑。森林充斥着黑猩猩的狩猎吼叫和猴子的尖锐警号。我们赶忙跟上 Falstaff，看着它爬上附近的大树。Falstaff 的地位，连同附近的壮年 Schubert 和 Ulysse，有效地封锁了三只猴子的可能逃生路线。十八岁的 Kendo 最没有狩猎经验，守在另一株树上，完全不靠近任何逃走路线。猴子趁着 Falstaff 延误和 Kendo 的错误，很快逃之夭夭。

六头黑猩猩继续前行，五分钟内又听到另一群红疣猴。这一次，黑猩猩谨慎走动，不慌不忙，专注在树冠找寻猴子，猴子还没有意识到危险临近。Macho 和 Schubert 选择了两株相邻，满是猴子的大树，开始非常安静地攀登，很小心注意不要移动任何树枝。与此同时，其他四头黑猩猩封锁了预期的逃生路线。Schubert 爬到一半时，猴子终于发现了两个魔星。看着疣猴恐慌地四散东西，我们想到黑猩猩的科学名称 Pan 是何等适合：稍有一些想象力，逃跑的猴子可以是因为 Pan 突然出现而四处逃跑的牧羊人；Pan 是希腊神，主管树林，牧羊人和他们的羊群。

猴子向着预期的方向逃跑，Macho 和 Schubert 紧跟在后，大声狂叫。两只小疣猴试图逃跑，跳到树冠下的树木。在地面守望的 Rousseau 和 Kendo 加快爬上树，试图抓住小疣猴。小疣猴体重只有黑猩猩三分之一，设法跳到下一株树，较幼的树枝不能承担捕食者的重量。Falstaff 胸有成竹，早已在此等待。一手捉住了小疣猴，一咬脖子就没命了。黑猩猩匆忙回到地面集合，Falstaff 开始进食，又和 Schubert 与 Rousseau 分享。一只小疣猴没有什么肉，而这一次不是所有黑猩猩都有分成。失意猎人很快就开始另一次狩猎，很快恢复平静：由几头黑猩猩在本身地盘边界附近狩猎，其刺激情况远远及不上有更多成员参与的大狩猎。

到目前为止，我们观察到约二百次猴子狩猎，结论是成功狩猎需要最少三个有决心的猎人合作行动。单独或成对，黑猩猩的成功率不到 15%，三，四成群，成功机会过半。黑猩猩似乎深明此道，狩猎有 92%是集体行动。

Gombe 黑猩猩也狩猎红疣猴，但集体狩猎的比例要低得多：只有 36%。Goodall 观察到，Gombe 黑猩猩即使是集体狩猎，战略是不同的。当 Taï 黑猩猩围捕猴子，猎人经常悄悄地分散，通常在彼此视线之外，但彼此知道个别位置。随着狩猎进展，它们逐渐接近，包围猎物。

这样的行动要求在任何时候，每头黑猩猩与其他猎人协调，也要配合猎物的行动。协调狩猎占 Taï 黑猩猩行动的 63%，只占 Gombe 黑猩猩 7%。Goodall 描述 Gombe 黑猩猩在狩猎时，通常会一起走动，直至到达有猴子聚集的树木。黑猩猩开始攀爬附近的树木，各自追逐不同的目标。Goodall 得到的印象是 Gombe 黑猩猩以同时发动各自的狩猎，令猎物无所适从而提高成功率；我们的印象是 Taï 黑猩猩的成功归功于它们自我组织。

Gombe 和 Taï 的黑猩猩为何发展出如此不同的狩猎战略，确实难以解释，我们计划在 Gombe 花一些时间，希望找到答案。在此期间，仅仅存在有这些分歧可能已足以改变我们对人类进化的了解。目前大多数公认的理论认为在三百万年前，在纵谷以东的非洲有剧烈气候变化，茂密森林变成开放和较干燥的栖息地。我们的祖先要适应在这些新条件下生活，据说演化变成合作猎人和分享捕获的食物。这想法的支持者指出，在坦桑尼亚，肯尼亚，南非和埃塞俄比亚发掘的早期人类遗址，发现的植物和动物残骸显示当时的干燥和开放环境。现今大多数非洲猿猴住在纵谷之西，许多人类学家认为这是进一步支持这观点的证据，即是环境改变使得人猿和人类的共同祖先其进化路线是不同于留在森林的亲属。

不过，我们的观察提出另一思路。生活在密集，昏暗森林的行为，其复杂程度是高于我们一般的认知：与稀树草原的亲戚相比，Taï 黑猩猩在狩猎和使用工具方面更为复杂。Taï 黑猩猩使用工具有十九种方法，制造工具有六种方法；相比之下，Gombe 黑猩猩只有十六种用途和三种制造方法。

我的人类学家同事告诉我，发现黑猩猩熟练使用石锥令他们以新观念来看待出土的石器。雌性 Taï 黑猩猩在使用工具方面发挥重要作用；在人类进化过程中，开发了许多有人类物种特征的复杂操作技巧，妇女可能同样发挥了决定性作用。

Taï 的母亲黑猩猩似乎通过积极教导后代，把本身的专业技能传承下去。我们曾经观察到母亲向幼儿提供石锤，然后在它们遇到困难伸出援手，包括仔细示范如何放置坚果或正确把持石锤。从来没有观察到 Gombe 黑猩猩有这样的行为。

同样，很长一段时间以为食物分享是人类独有的行为，但这似乎较常见于森林黑猩猩。Taï 黑猩猩母亲和幼儿分享的坚果高达 60%，至少一直等到它们长到六岁，变得十分娴熟。黑猩猩也分享利用工具取得的其他食物，包括蜂蜜，蚂蚁和骨髓。

Gombe 母亲较少分享食物，即使是本身的幼儿。Taï 黑猩猩比 Gombe 亲戚更频繁分享肉食，有时分割和送出一大块，有时干脆让乞丐抢食。黑猩猩和原始人类祖先之间的任何比较，只有暗示意义，不是定论。但我们的研究使我们相信，人类形成的进程可能与干燥环境无关。草原生活甚至可能推迟这进程；许多人类学家已经深深留意到，一些原始人相关的遗物，如手斧，在奥杜瓦伊年代 Olduvai age 首次亮相后，其后的改变是如此缓慢。

我们是否有时间去发现这些森林黑猩猩更多有关狩猎战略的方面或其他尚未被发现的能力？为了向西方世界提供热带木材和咖啡，可可和树胶这些产品，非洲热带雨林及其居民面临灭绝的危险。象牙海岸已经失去原有森林的 90%，余下的不到 5%可视为原始。气候发生了巨大变化。从撒哈拉吹来的寒冷干风，自 1986 年以来，每年都吹袭 Taï 森林；以前没有这样的事情。降雨已经减弱，在我们的研究区域，所有小溪现在每年都有几个月是干旱的。

此外，黑猩猩与人类在生物学上非常接近，是研究艾滋病和肝炎疫苗所必需。可以利用人工饲养的黑猩猩，但价格是野生捕获动物的二十倍以上。为了医研目的被猎获的野生黑猩猩一般都

是年轻，母亲可能在捕获时已被枪杀。每有一头到达伤心目的地的黑猩猩，可能有另外九只已经死在森林或在路上。从长远来看，为了咖啡和可可这些价廉物品而牺牲了黑猩猩，对第三世界国家经济没有好处，只是为森林的无辜受害者带来痛苦和死亡。我们希望 Brotus, Falstaff 和它们的家人将生存下去，我们和其他人在将来有机会了解他们。但无可否认，现代时代对它们和我们都很不利。（完）

TAÏ 黑猩猩的协调狩猎角色 [*COOPERATIVE HUNTING ROLES AMONG TAÏ CHIMPANZEES*]

作者：Christophe Boesch

發表於 Human Nature, Vol. 13, No. 1, pp. 27–46

合作是许多人类社会呈现的主要特征，让个人获得自己未能取得的资源，或是与他人共享的资源。不过，目前还不清楚其他动物物种有多少合作；即使有合作的话，这又是如何落实。我们预期只有当合作为参与共同任务的个人带来一些好处，种群才会合作。

个体应于何时在狩猎时合作？个体之间的合作演化，可能是通过互利共生，亲缘选择，或互惠关系等等。在互利共生，参与互动者从中得到的收益多于单独行动，要理解这样的演化似乎简单直接。在亲缘选择中，参与者接受集体行动带来不平等收益，因为参与者有密切关系。在互惠关系中，每回合只有一两个参与者有收益，但通过重复彼此之间的相互作用，参与者轮流有收益，最终是参与者之间平均分配收益。作弊是对合作之不断演化和维护合作的威胁：个体尝试从他人的行动中获利，而本身没有承担成本。这已被证明是重大问题，因为理论上作弊比合作更花算。这些模式很少在动物中测试，因为很难量化每一参与者在全部可能策略中的不同得益。集体生活的动物，狩猎时往往涉及许多个体的联合行动。

有了集体行动，集团可以制服更大体型的猎物，出动的频率也高于独自行事。为何集体狩猎不是群居动物的常态？参与集体狩猎有什么得益？在狩猎时，肉食往往分享，没有参加的个体往往要分一杯羹，减少了猎人的得益。要了解合作的机制和利益，就要计算参与每次狩猎各猎人担当不同角色的得益。对 Gilgil 狒狒的观测很好说明这困境。只要领导猎人是集体首脑，定期有狩猎，参与者满足于掉在地下的残羹余屑（狒狒不会故意分享肉食），一切平安无事。一旦领导猎人失去集体首脑的地位，新首脑会偷走前任的所有猎物。前任首脑退出狩猎，其他成员也退出，最终这种群很快不再狩猎。

群居的食肉动物往往协作狩猎；文献有记载的包括狮子、野狗、鬣狗和狼。在一些食肉动物种群中，无论狩猎集团的规模，个体的食物摄入量呈 U 形分布：独行猎人的摄入量最高，最大群体次之。最近的研究表明，个别狮子在狩猎时不是投入相同的能量，可能担当不同的角色。狮群的规模，往往在研究中是作为狩猎群组的代理数据，没有区分猎人和非猎人。这是误导：在 Etosha，狮群中的雌性参与狩猎，而在 Serengeti，雌性作弊者的数目随着狩猎的容易程度而增加。分析时算入狩猎的成本会显着改变收益。因此，取决于当时条件的合作经济学会决定参与共同行动的个体数量。

个体是如何合作？合作必须有至少两个个体，它们如何执行合作任务会影响结果，表现也可能受制于认知能力。详细说明参与者的行动，可以为合作所需的智慧提出一些重要指标。要区分不同任务是如何执行，我们提出合作任务的行动定义。同样地，一组个体进行类似行动以完成任务，随着时日，这些个体会同步协调行动。野狗捕猎斑马时是从后方包抄，从不同方向追逐，可见行动不仅只是在时间方面协调，也要在空间方面协调；这显然是更加复杂的协调。

多个个体执行不同但互补任务以实现目的，这就是协作。集体行动需要至少两个个体一起行动；在这种情况下，个体必须在一定程度上考虑另一个体的做法。协作需要个体之间进一步相互理解，因为在这种情况下，各自执行不同任务；要做到这一点，彼此必须考虑对方的行动。因此，合作要求考虑别人的观点。

人工饲养的黑猩猩已经成功通过协调彼此行动的测试。同样，大猩猩成功地完成这些协调任务，但卷尾猴很少成功，猕猴和狒狒完全失败。仔细观察可以明显看到，卷尾猴是个别学习这些测试，而且频繁练习，若是在同一时间各自行动，没有问题，但卷尾猴从来没有理解到任务的社会层面，而且从来没有刻意等待合作伙伴，也没有同步协调彼此的动作。合作要求做到以上各点，以及理解一己行动之成功要感谢他人的联合行动。

本文试图解答两个问题：黑猩猩狩猎时，在什么时候合作？群体的成员如何组织合作性狩猎？

狩猎树上猎物的挑战

黑猩猩的主要猎物是红疣猴。这物种大部分时间居住在森林中离地 40-50 米的最高树木，成年红疣猴重约 8 至 13 公斤。红疣猴依靠敏捷移动和在树间跳跃以逃离猎人。黑猩猩猎人的体重是成体疣猴的四到五倍，因此疣猴可以坐在不能支撑黑猩猩的较小树干。

依观察所得，黑猩猩有两个方法克服这缺点。首先是选择在树冠有中断或不规则的森林地区才追捕红疣猴，然后迫使猴子逃向适当方向，让黑猩猩有机会包围，增加成功追捕的可能性。在坦桑尼亚的 Gombe 和 Mahale 国家公园，以及乌干达的 Kibale 森林，这似乎是黑猩猩的主要解决办法。

第二种方法是有协调的集体狩猎，即使在树冠连绵不断的森林中，猎人也可以包围猎物。在象牙海岸的 Taï 森林中，经常观察到黑猩猩猎人精确协调彼此的行动。这办法显然是受到栖息地的限制。森林覆盖越是连续不断，猎人要包围树栖猎物越是困难，不得不协调彼此的行动。

因此，在树林中狩猎因为猎物的能力与猎人不同，也要对多于一个猎人作出反应而变得复杂。在这两种情况下，如猎人能够预测猎物的反应，就增加了成功的机会。

在整个非洲的已知黑猩猩种群，都曾观察到有狩猎行为。尽管黑猩猩总体倾向捕捉哺乳猎物和吃肉，种群之间是有许多重要差异。在 Taï ，被捕获的红疣猴过半是成体。1991 至 1995 年间，有 24 个猎物成体被捕获，6 个是雄性，15 个是雌性，3 个不能肯定性别。即使雄性黑白疣猴的体型大于红疣猴，又经常攻击猎人，黑猩猩捕获更多黑白疣猴的成体（60%）。在 Gombe，黑猩猩害怕成年疣猴，较多追捕幼儿，经常从母亲的怀抱抢走幼儿不伤害母亲；我们在 Taï 观察到有两次这样的行为。

在 Mahale 和 Ngogo（Kibale 森林的群聚）的黑猩猩似乎也喜欢捕猎幼儿。猎人集体行动时的各种倾向似乎都反映出专门针对幼儿。

「猎人」这称号只是用于积极参与狩猎和的个体，懂得布置在可以捕获猎物的适当位置；在追捕疣猴时，适当位置是攀爬到预期猎物逃逸的高度。相反的是有一些作家把旁观者和甚至只是在现场出现的也分类为「猎人」。我们的讨论把没有积极参与的个体分类为「旁观者」，不是猎人。在一次狩猎行动中，个体的身份可能从猎人改变为旁观者，反之亦然。因此，重要的是按照各自的贡献而准确分类。在某些情况下，很难区分这两种角色；然而，在「合作狩猎」这复杂课题，重要的是要清楚各成员的贡献。我的比较仅限于 Gombe, Mahale 和 Taï 的种群，因为这三处地方狩猎行为有详细和可比较的观察。

黑猩猩倾向集体狩猎和在狩猎时合作，但种群之间有很大差异。这两种倾向最常见于 Taï （见表 1）。我在另一篇文章已经证明，Taï 黑猩猩集体组狩猎是有得益，个别猎人比旁观者获得更多肉食，三至五个猎人的小组收获最多（Boesch 1994）。在 Gombe，旁观者和猎人都分到肉食，因此在这种群是不值得加入追捕小组（Boesch 1994）。

在Taï，Gombe和Mahale黑猩猩集体狩猎的倾向。
表列显示观察所见每次狩猎的最高组织水平。

	单独狩猎	集体狩猎	协作
Taï	52 (16%)	274 (84%)	211 (77%)
Gombe	55 (64%)	31 (36%)	6 (19%)
Mahale	14 (28%)	37 (72%)	0 (0%)

Taï黑猩猩（1984-94年）：狩猎小组规模
对捕猎成功和狩猎时间的影响

猎人数目	狩猎		成功捕猎	狩猎时间	协作
	次数	（%）	（%）	（分钟）	（%）
1	52	16	17	4.6	0
2	70	21	26	8.9	47
3	70	21	53	10.6	74
4	58	18	69	13.9	93
5	40	13	63	18.1	90
6	18	5	61	30.7	100
+6	18	5	89	38.5	100

Gombe 黑猩猩是非常有效率的猎人，孤独的 Gombe 猎人捕获的红疣猴是五倍于 Taï 的孤独猎人。Taï 黑猩猩捕获的猎物体型较重，但这并不能完全弥补追捕需要较长时间。以每分钟计，Gombe 黑猩猩是多于 Taï 。

Gombe 黑猩猩的狩猎成功，是由于孤独猎人狩猎不到四分钟尝试第二次捕捉。很难超越这样的成功， Gombe 黑猩猩也没有任何压力要参与集体狩猎。这成功的差异反映出了黑猩猩狩猎的条件：在 Taï ，红疣猴生活在 40-50 米高的突出树木，有很好的机会避免黑猩猩。与此相反，在 Gombe 的林地和草原，树冠较低，树木只有约 15 米高，逃生的可能性有限，所以追捕的成本要低得多（Boesch 1994）。

TAÏ 黑猩猩的狩猎角色

在大多数狩猎行动中，黑猩猩无声地靠近猎物，以求出其不意，留在地面侦察植被中的猴子，注意力集中在数目最多，最接近地面的猎物群，然后开始攀登。如猎物停留的树木是十分之低，一些黑猩猩可能试图急急爬树，来一个措手不及，但很少成功。如果不是这样的情况，一头黑猩猩慢慢爬升到约 5 米高，通常不为疣猴注意（另一头黑猩猩可能爬上另一棵树配合，但这种情况很少）。其他黑猩猩留在地面，守着预期疣猴可能逃生的路线，并准备参与追逐。当攀登者被猴子发现，立时向上冲，其他成员开始移动。猎人的作用是迫使猴子向着一定的方向移动，而在地面的其他成员进行不同的封锁行动。驱逐者一般在树枝上驱赶猴子，不会试图捕捉，只是随着既定方向跟在猎物之后，不会追上。

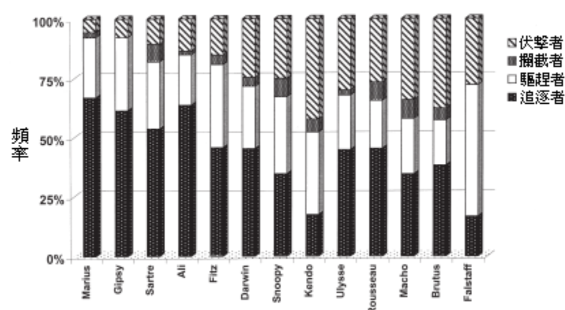
在这阶段，疣猴通常仍然结集一起。黑猩猩尝试迫使它们朝着一个方向，如疣猴试图朝着两个或多个方向逃跑，黑猩猩可能会爬上来阻止退路。拦截者在树上阻止猎物的进程。随着狩猎开展，

一些黑猩猩轮流执行驱赶者的任务，在逃走的疣猴之下爬上树，其他的担任追赶者的角色，试图快冲抓住猴子。追赶者的任务是紧随猎物迅速移动，试图赶上。黑猩猩通常选择和试图孤立落单的的疣猴，往往是带着幼儿的母亲，或是几只疣猴。

一旦疣猴脱离了主群，狩猎行动加速，追赶者沿着退路攀上树木。最困难的任务有待完成，猎人要估计预期目标疣猴逃跑的路向，在猴子到达之前已部署妥当。一直追赶猴子的黑猩猩子很少有机会可以在高树中冲锋捕获猎物。伏击者很早已经预测猴子的逃跑路线，迫使猴子向后转，或是向下移动到较低的树冠层，让其他黑猩猩有更好机会追上来，因为黑猩猩在连续覆盖的树冠上走动快于疣猴。伏击者早在猎物到达前已就位，不容易被看到；一旦猎物出现才快速攻击。通过所有猎人的全心全意参与，这「理想」狩猎接近尾声，但在狩猎的任何时刻都可以有捕获。我们称之为「协调」狩猎，从表 1 可见这占 Taï 黑猩猩狩猎的 77%。

以上描述的狩猎角色各不相同，视乎需要了解猎物行动的程度有多少：驱赶者只需在远处跟踪猎物，在认知上不是艰巨的任务。追逐者也跟随猎物，要调控速度以赶上猎物，这需要进一步判断速度和距离。拦截者或伏击者要在猎物到来之前已部署妥当，这需要预测猎物的反应。预测变得复杂，因为猎人不仅要预测猎物逃跑的方向（半预测），还要预测猎物的速度，才可以在猎物到达之前同步到达正确的树木高度（全预测）。这比文字描述更为复杂，因为狩猎发生在三维空间，猎人要把树上猎物的速度换算为本身在地面要赶上去的距离，要在不被注意的情况下向前冲，判断要多久爬上树，高度足以伏击没有察觉险境的猴子。很容易区分半预测和全预测：半预测的黑猩猩留在树下等待，直至疣猴到达才尽快向上冲。全预测的黑猩猩在疣猴到达之前已在树上部署妥当。

我们也记录到双预测：猎人不仅预测猎物的行动，还会预测其它黑猩猩的行动会如何影响疣猴的下一步行动。换句话说，猎人不仅预测眼前在逃跑的疣猴，也要预测另一猎人的未来行动会进一步影响逃跑的猴子。我们有八次观察到双预测，Brutus 担任了五次。我们可能低估了双预测的频率，因为在狩猎时的观测条件难以确定是否满足双预测的条件。



Taï雄性黑猩猩在狩獵時擔當的角色

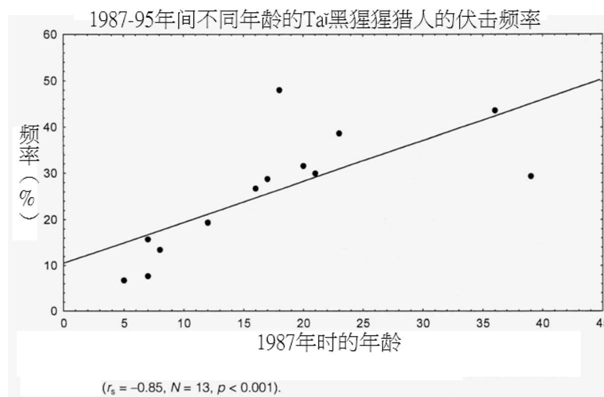
左图是 1987 至 95 年间 248 次观察总结雄性黑猩猩的狩猎角色。猎人执行了 1402 项行动，平均每成员 108 项。有些猎人在一次狩猎进行多达五至六项行动，其他的只有一项。有些猎人在一次狩猎中担任不同任务，其他的习惯于单项任务。

图中可见所有猎人都承担所有四个角色，彼此没有硬性的专业化。最常见的是驱赶者，占观察所见狩猎行动 40%，其次是追逐者（27%）和伏击者（21%）。猎人承担角色的频率有重大差异。仔细分析显示追赶者和阻截者的角色与猎人的年龄无关，而驱赶者和伏击者的角色是年龄有密切关系。随之而来的问题是猎人如何学习这些角色。

TAÏ 黑猩猩学习狩猎角色

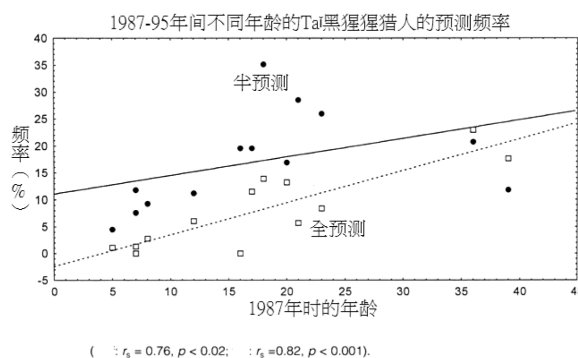
分析众猎人执行复杂任务的倾向以及利用不同层次的预测，揭示黑猩猩如何学习狩猎角色，一般在发育后期才开发捕猎行为。年轻黑猩猩对狩猎深感兴趣，经常在母亲休息时爬树追赶疣猴；到了六至八岁开始接近疣猴，但总是在接近时被成年疣猴追赶，吓怕尖叫着跑开。有些鲁莽的年轻黑猩猩一次又一次跑回来，年轻黑猩猩和成年疣猴的追逐可以持续长达半小时。我们的研究没有把这种互动分类为狩猎，也没有在此分析。八岁左右，一些年轻黑猩猩逐步控制了恐惧，受到威胁时没有尖叫，开始追逐小疣猴，但被成年疣猴袭击时仍然飞快跑开。在真实狩猎时，雄性成年黑猩猩活跃，这些年轻黑猩猩的逐步贡献是引起疣猴逃跑。分析包括四只最年轻雄性黑猩猩的狩猎行为。十岁开始，黑猩猩狩猎行为更有效率，不再是那么害怕疣猴，成为有效的驱赶者，例如，Marius 的贡献有 70%是驱赶任务，Ali 是 60%。

学习狩猎战略



学习狩猎行为是漫长过程，要好好执行最复杂任务需要二十年的观察和实践。由于取样不多，以下两图总结了七年来的观察，个别猎人的分类是根据 1987 年的年龄。年轻雄性热衷狩猎，甚至有趋势年轻雄性在每次狩猎的运动是多于年长的（r_s= 0.51, N = 13, p= 0.07）。个别雄性的伏击和阻截任务比例与年龄有关（见图）。老年雄性执行这些艰巨任务，是年轻雄性的三至四倍。

狩猎战略需要学习多年



年龄和预测也有同样强烈的相关性。半预测相当早期已有使用，其频率随着年轻雄性长大而提高，然后迅速上升，十八岁的雄性最常执行半预测。最年长的两头黑猩猩较少使用半预测，因为当他们预测时，往往是全预测。全预测的频率也随着年龄而增加，只有最年长的雄性（30 岁）经常全预测（下图）。令人吃惊的是只有三十岁以上雄惯常全预测。二十岁雄性都有执行全预测，偶尔会犯错：选择疣猴没有来到的树木，或是在同一行动中改变主意，攀上不止一株树木。长距离预测，是猎人远远领先于疣猴选择树木，只在老年雄性做得到，甚至不用年轻雄性那样要经常留意疣猴。同样的，只有两只最年长的猎人执行双预测。

因此，学习狩猎行为是非常缓慢的过程，年轻雄性在九到十岁时开始，持续约二十年。狩猎有三方面可能导致学习过程是这么长久。首先，母亲不是狩猎的模型，不吃肉也可以活下去。这些特点也适用于其他群居行为模式，不能解释学徒生涯要二十年之久。其二，协调狩猎要求猎人对另一物种有复杂的认识，以及认识本身的行动要与其他猎人协调。这可能很好地解释学习过程要这

样漫长。年轻猎人必须克服对疣猴的恐惧，这可能并不容易；我们观察到所有黑猩猩种群一般都恐惧成年红疣猴，它们必然认识到疣猴有不同的物理可能性和反应。在所有研究的黑猩猩种群，十五至二十岁的黑猩猩显然了解捕杀行动这些方面。协调狩猎最苛刻的要求是在时间和空间与其他猎人协调。预测另一黑猩猩的反应及其如何影响其他物种的行动，是艰巨的任务，只有少数黑猩猩能够做到这一点是绝不出奇。留意二十至二十五岁的黑猩猩对本身的预测仍然是不能肯定（主要执行半预测），完全成长的雄性仍然在学习这些复杂的角色。

其他黑猩猩种群是否同样的学学习狩猎？1992 年在 Gombe，十七岁的 Frodo 无疑是群落中最优秀的猎人。在三次协作捕猎的观察中，Frodo 都是驱赶者。在这三次有两次，它的二十二岁长兄 Freud 显然试图预测疣猴反应，作出半预测。在最后一次的观察，四十岁的 Evered 清楚对疣猴的反应作出全预测。以上表明，在 Gombe 学习狩猎行为的时间过程一概与 Taï 雷同。

我们对黑猩猩学习能力的估计，伸延到对狩猎的观察。对 Taï 黑猩猩使用锤子的复杂手法敲开坚果的类似分析，证明需要五至七年学习。相比之下，学习狩猎起步较晚，大概在十岁左右，学徒生涯要二十年。这些观察质疑认为成年动物没有学习能力的传统理念。二十五岁的黑猩猩不仅依然学习狩猎，而且学习内容极为复杂。有两项研究追踪人类如何学习狩猎行为：巴拉圭的 Ache 和委内瑞拉的 Hiwi 狩猎采集群落，与 Taï 的观察是惊人的相似：年轻人约在十五岁开始追捕，男性的肉类生产在三十五岁左右达至高峰。二十年的学习过程可与黑猩猩相比较。

不同狩猎角色的好处

不是出现在杀戮现场的所有黑猩猩都分得肉食。猎人和非猎人之间的竞争十分激烈，是否有参与狩猎是取得肉食的关键因素：猎人分得肉食多于非狩猎雄性。目前的分析是以各成员对狩猎的不同贡献来分析肉食的分配。有六个狩猎因素可能是重要的：积极参与狩猎行动的平均时间；狩猎动作的平均次数；是否有捕获；伏击行动的次数；预测的水平；以及参与狩猎的黑猩猩数目。以下列表指出有两项很强的相关性：动作次数越多，参与狩猎的时间越长。黑猩猩越是试图伏击猎物，就更多预测猎物逃脱的动作。其他因素没有关联。似乎有没有简单方法可以保证个别猎人必有所获。

狩猎不再保证个别猎人有更多捕获；要求更高的任务，倒如预测猎物的动作和伏击，也不会增加捕获的可能性。狩猎是集体作业；要同时履行其他任务才可以提高伏击成功捕获的可能性。如果不是这样，无论伏击做得多好，捕猎的机会也不会提高。

表(2)：1986-95 年间，观察 TAÏ 黑猩猩猎人角色的六项特点： 狩猎时间、动物次数、是否有捕获、伏击次数、预测水平、参与狩猎的猎人数目					
	狩猎时间	动作次数	是否有捕获	伏击次数	预测水平
动作次数	0.695*				
是否有捕获	-0.107	-0.087			
伏击次数	0.097	0.316	-0.024		
预测水平	0.064	0.252	-0.004	0.734*	
猎人数目	0.258	0.105	-0.230	0.098	0.054
*为了多重比较，只考虑 p<0.01 的案例。					

表(3)：成功捕猎后猎者依角色的肉食摄取量			
战略	次数	食肉数量 （时间以分钟计）	霸占食物数量 （吃食和分享时间）
旁观者	314	27.8	32.2
捕手*	139	58.6	85.4
追逐者	181	24.2	31.5
狙击手§			
半预测功能	86	27.3	35.5
全预测功能	70	44.8	61.8
双预测功能	17	54.3	84.8
＊成功狩猎后，捕手，追逐者和狙击手的次数包括在捕手名下。 §猎手的预测功能分为三类。			

表 3 表明，有几个因素显着影响每一次成功狩猎各成员分得的肉食。猎人数目减少了肉食的分配，因为猎人数目多，肉食动物的数目也增加（P<0.001）。要多分肉食，有三个因素：成为捕手，伏击猎物，预测猎物动作。三者之中，捕手最重要，其他两个角色也有显着回报。表 3 是没有捕获的不同角色的数据，如成功捕获已包含在捕手类别。伏击和预测猎物动作有助猎人防止猎物逃跑；在大多数情况下，猎人因而能更接近猎物，这是捕获的基本条件。因此，成员较为重视某些角色，执行这些任务都可以多拿肉食。这表明成员在狩猎时有监测其他猎人在做什么，可以评估每个猎人的贡献。这是耐人寻味，上文已指出一些预测任务是非常苛刻，大多数成员似乎无法胜任，但依然高度重视。

这些肉食共享规则强烈限制了作弊的可能性。假装狩猎或承担要求不高的角色，或没有瞄准猎物只是在树木中走动，这些猎人分得的肉食较少。因此没有才能的成年猎人受罚。年轻黑猩猩可能热衷打猎，但还没有学会在适当时间如何做正确的事情，它们也受罚；分肉与狩猎时间无关，纵使青少年参与狩猎的时间比壮年黑猩猩较长。假装参与狩猎没有分得多少肉，因为伏击或实现捕

获这两个角色最有可能拿到肉食。要执行成功捕获的任务，才可以分享肉食。这些规则的缜密表明作弊在黑猩猩是真正问题，但其重要性被隐藏，但因为有共享规则令作弊难以得逞。

如上所述，虽然年轻人经常较长时间参与狩猎，执行要求不高的任务（驱赶或追逐猎物），它们分得的肉食有限。相反，成年黑猩猩伏击狩猎的时间很短，分得的肉食较多。只是驱赶猎物很少成功，但有效伏击往往导致捕获。Taï 的肉食共享规则承认伏击这角色和稳定彼此的合作：保证猎人分得肉食比别人多，做出重要贡献的猎人分得肉食比跑腿角色多。

讨论

集体狩猎常见于 Taï 黑猩猩，由不同年龄的成员承担。正如互惠的合作方式的预期，个别猎人从合作行动得到的好处（更多肉食）优胜于单独行事。

我们扩大了这办法，着眼于肉食共享的规则，表明狩猎本身不是重要；狩猎时间长短不能预测个别猎人的成功。更重要的是个别猎人对成果作出的真正贡献。捕获猎物肯定有最高奖赏，而伏击和预测猎物动作这些必要任务也会得到高回报。执行其他不太具决定性的任务不会增加肉食的分配。因此，个人努力没有直接回报，要多得肉食，必须有导致成功狩猎的一些具体参与。这些规则在群居生活中得到执行，说明合作行动的复杂性。在这有条件的互惠情况下，猎人从积极参与狩猎得到好处，从执行其他成员认为会提高捕获可能性的任务，得到更多的好处。

这些结果可以有其他解释。例如，也许捕手和伏击者拿到更多的肉，只是因为它们是最接近捕获的猎物，有更多时间吃肉。同样，也可以认为执行伏击任务的年长者往往是主导角色，因此他人不敢染指。这些解释似乎很可能适用于 Gombe 和 Mahale 的黑猩猩：在那里主导猴子经常从捕手那里偷走猴子猎物。

然而，在 Taï 的主导黑猩猩很少窃取猎物，得到的肉食也比猎人少。此外，我从未观察到猎人争夺树上的最佳位置，以能够执行伏击任务。事实上，Taï 捕手在成功捕获后，往往发出吼声，吸引在听觉距离的黑猩猩。在成功捕获的第一分钟后，黑猩猩非常兴奋，情绪高胀，几乎不会开始吃肉。在场的所有黑猩猩放声尖叫，环绕着捕手和猎物。只有当它们平静下来，黑猩猩才开始共享和吃肉。

在其他黑猩猩种群，坦桑尼亚少见群体狩猎，Ngogo 常见较大种群。研究不同规模的 Gombe 黑猩猩种群，发现个人利益（取得肉食）不是依赖在狩猎时的个人贡献。共享肉食类似乎偏向拥有者的盟友或更高级别的雄性。同样，在群居食肉动物中，如生活条件困难（猎物少），就观察到有集体狩猎，但对个别成员的肉食摄取量还有待研究。

个别猎人需要考虑到其他猎人做什么和对猎物的逃跑动作有什么影响。如上所述，红疣猴具有不同的物理特性和感知，对险境作出的反应是不同于黑猩猩。只有考虑到这些不同观点，猎人才可以预测红疣猴何时可能到达那一棵树。在我们观察的 262 项预测，只有 4 次（1.5%）是猎人犯错，即是选择了红疣猴没有或不可能到达的一棵树。

因此，猎人的预测有 98%是正确预测猎物走势。这支持了一项假说：黑猩猩正确判断其他物种的能力，并以此来预测其行为。但是，全面预测猎物的动作只占全部 262 项预测的 32%。这种预测也视乎其他猎人的行动，例如，如驱赶者改变方向，猎物也调整行动。因此，伏击者要了解其他猎人看到什么和能够做什么，以及知识它们的具体反应。最近对人工饲养的黑猩猩的研究，部份证实以上的论点。

黑猩猩显示有扩展学习的能力，能够在长达二十年的狩猎期掌握最复杂角色的知识。这学习过程要这么长时间，似乎与执行任务要求的认知能力有关。这些观察揭示了觅食和群居战略的复杂性，并强调培养动物的认知能力时，学习自然行为的的重要性。

有人提出，人类的饮食是由受到他人合作性行为的强烈影响，而黑猩猩的食物纯属个人觅食的努力结果。从我们对 TAÏ 大黑猩猩的观察所见，这并不适用于所有种群：森林猎人似乎一般是集体狩猎，而重要的肉食摄取量是取决于集体合作努力觅食。西非黑猩猩种群的青少年有六至八年是完全依赖母亲喂饲坚果。学习敲开坚果是漫长的过程。因此，黑猩猩甚为依赖他人的合作努力，以取得这两种最丰富的食物，在一些狩猎采集社会同样得到证实。

作者 Christophe Boesch 是马克斯普朗克演化人类学研究所 Max Planck Institute of Evolutionary Anthropology 灵长类部门主任，也是莱比锡大学教授。自 1979 年以来，他主要在象牙海岸 TAÏ 国家公园研究野生黑猩猩，主要兴趣是工具使用，狩猎和动物文化的演化，以及记录人猿类两性的生殖策略与社会结构。（完）

第三十三讲：演化的博弈理论：战与斗

这是「行为」的第二次讲座。今天谈论的「演化博弈理论[223]」是研究行为的主要分析工具。这是来自经济学，我会提到两个例子：鹰鸽博弈和囚犯困境。

这些理论可以利用生物行为的例子直接检验。因此，这一讲不是以生物学实际测试这些想法，而是介绍生物学如何为博弈的假设引入有趣的条件。除了鹰鸽博弈和囚犯困境，还有一些生物的例子，然后评论这如何真正改变了我们对博弈假设的思考。

演化生物行为学的演化博弈理论，连接这领域与经济学和政治学，囚徒困境模型是特殊体现了公地悲剧，而这当然是影响我们利用自然资源的方法；解决公地悲剧的方法，实际上是经济学和政治学的核心问题。这其实是跨学科的领域，联系各种想法。

演化博弈的基本思想取决于别人在做什么，这意味着是与频率相关。换句话说，如果在一定的环境中决定要积极进取，成功取决于遇到阻力的频率。因此，博弈理论根本与频率相关。演化博弈理论的中心思想是的演化的稳定策略，这事实上，是等同**纳什均衡** Nash equilibrium。

与种群另一成员进行博弈，是不同于与非生物环境（例如冬季气温或类似事物）进行博弈，因为对手可以演化，对手有策略，而策略可以改变。

这使得整个博弈分析变为行动与反行动的分析，而反行动可以是双向；两阵对圆，可以设想为单打独斗，也可以是对抗整个种群。两者有一些细微差别。

在这个意义上，演化博弈理论基本上是协同演化，必然是关于本身的策略如何与种群中可能出现的其他策略一起共同演化。这是在种群内的策略。共同演化博弈理论不是适用于某一物种针对另一物种的演化。一般的情况是：本身行为如何应对种群内的其他行为。



John von Neumann　　Oskar Morgenstern　　John Nash　　Reinhardt Selten

演化博弈理论来自何方？来自 von Neumann 和 Morgenstern 在 1944 年出版的博弈理论专著，然后由 John Nash 和 Reinhardt Selten 发扬光大。

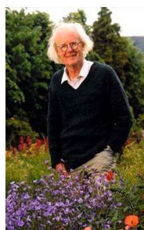
[223] Game Theory，一般译为「博奕论」，但台湾的「博奕」一词是「博彩、赌博」的意思，故 Game Theory 台译为「博弈理论」。本译文正体版本为「博弈理论」，简体版本为「博奕论」。

演化生物学家 John Maynard Smith 的 1982 年著作《演化与博博弈理论 Evolution and the Theory of Games》在附录有 Neumann 与 Morgenstern 使用的收益矩阵，可见这几位仁兄实际上有学习这本着作，然后在演化学的背景逐渐开发出博弈理论。

John von Neumann 是一位匈牙利藉天才，早在 1929 年，他展示量子力学的一些基本问题是可以有连系和解释，然后他或多或少发明了电脑操作系统的构思。他对信息革命的概念基础贡献极大，还发明了博弈理论。他是聪明绝顶的家伙。

John Nash 是畅销书书和电影《美丽心灵 *A Beautiful Mind*》的主角人物，他在普林斯顿做研究，发现解决双方博弈的稳妥方案，是双方都发挥最佳策略时本身采取的策略。这是他当研究生时在普林斯顿大学酒吧想到的，后来患上精神分裂症，直到六十多岁才痊愈。

Reinhardt Selten 是德国教授，在经济学中开发博弈理论，利用各种替代假设广泛应用到各种各样的情况。这两位分享了诺贝尔经济学奖。博弈理论就是源出他们。这些都是关键人物。



George R. Price 和 John Maynard Smith[224]开发这些概念，应用于生物行为。Smith 的 1982 年著作《演化与博弈理论 *Evolution and the Theory of Games*》有很大影响。如果他愿意承认演化稳定策略实际上是一个 Nash 均衡，他可能分享了诺贝尔奖。但他没有承认。

George Price 启发了 John Maynard Smith，就像他启发了 Bill Hamilton。Price 是在利他主义和合作的背景开发出这些想法；在演化的环境中如何有合作与利他主义？

稍后谈到囚犯困境和 Axelrod 有关多个竞争对手在电脑运用不同策略的实验时，可见 Price 对利他主义和合作从何而来的想法或解决方案有两大贡献。其一是在博弈理论方面，其二是亲缘选择和等级选择。

以下是一些基础概念。博弈理论的基本问题：任何可以想象的突变或冲击是否可以入侵群体，改变行为？如突变出现时，会否在种群内增加？若是能够在种群内增加，这是因为突变有较高的终生繁殖成功。

如果基因影响行为，其策略相对于其他策略会在生命周期中提高繁殖成功，那就是「入侵」。如果替代的突变不能入侵，这即是说现有的策略是**演化稳定策略** evolutionary stable strategy，稳定，即是不被入侵，不被替代。

如何得知所有的替代方案？答案：我们实际上是不知道。但理论上，若是只集中于可能行为的一定范围，是可以想象在受限范围有什么可能的行为组合。

[224] http://www.lifesci.sussex.ac.uk/CSE/members/jms/JMS.jpg

如集中的范围是「应否更积极进取？」那么所有可能的行为包括完全消极，极之积极，以及两个极端之间的可能行为。这些行为都可以测试。以下是一些例子。

因此，演化稳定策略是抵抗入侵，事实证明这等同纳什均衡。1951 年，John Nash 在普林斯顿解决了博弈理论的问题，我认为他其实在同一时间也解决了 Smith 和 Price 在 1973 年提出的问题，只是在不同的背景。

鹰鸽博弈

Smith 和 Price 首先提出简单的「鹰鸽博弈」，试图说明如何把这概念应用于动物行为。两种动物走到一起，要争夺价値为 V 的资源，这意味着胜利者提升适应度，失败者不必然是零适应；刚才提到的相遇只是适应度的递增。

鹰派或鸽派各有策略。鹰派策略是升级，继续战斗，直到受伤才退下，因为不可以再打了；或是打赢了，对手撤退，全胜而回。鸽派策略是虚张声势，一旦对手升级，马上退出逃逸；如对方不升级，就可以分享资源。

如是两个鹰派相遇，必有一伤或两败俱伤，因为伤害所以适应度要付出代价。鹰派的好处是可以进取，获取资源，但如果遇到另一个鹰派，可能被殴打受伤，这是有成本的。

鹰鴿博弈的得益矩陣		
	鹰派	鴿派
鹰派	1/2(V-C)	V
鴿派	0	V/2

得益矩阵是博弈理论的基本智力结构，说明双方相遇互动时左柱一方的得益。

鹰一鹰博弈		
	鹰派	鴿派
鹰派	1/2(V-C)	V
鴿派	0	V/2

如鹰派遇到鹰派，有一半概率胜出和一半概率受伤，回报是得益 V 的一半减去成本 C。矩阵假设鹰派是傻瓜，盲目升级，不顾规模和条件的差异，真的很蠢，只是争取资源。

鹰一鴿博弈		
	鹰派	鴿派
鹰派	1/2(V-C)	V
鴿派	0	V/2

鸽派遇上鹰派，会在受伤前退却，放弃资源，什么都得不到；鹰派全取资源 V。这不是说鸽派适应度降为零，只是表示适应度没有改变：没有得到额外东西，它没有损失已有的东西。鸽派策略可以说是规避风险策略。

鴿—鴿博弈		
	鷹派	鴿派
鷹派	1/2(V-C)	V
鴿派	0	V/2

鴿派遇到鴿派，彼此握手言和，分享资源，各取一半。

如策略是稳定的，必须是几乎所有种群成员都采纳，典型成员的适应度是大于任何可能的突变，否则突变可以入侵，这意味着策略并不稳定。

W(H) =鹰派适应度，W(D) =鴿派适应度；E(H,D) =鹰派策略面对鴿派对手的得益；

I 和 J 是任何两种策略。如 I 是稳定策略，那么 $W(I) > W(J)$ 。假设突变 J 是低频率，开始试图入侵。 在这情况下，如 I 要保持稳定，那么

或是 $E(I,I) > E(J,I)$

或是 $E(I,I) = E(J,I)$ 和 $E(I,J) > E(J,J)$.

以上的表达方式是非常谨慎和有逻辑展示相遇时的不同可能关系。

鴿派策略不是演化稳定策略。如种群全是鴿派，突然有鹰派出现，遇见的全是鴿派，不会遇到任何鹰队，只要四处打击鴿派就可以带走战利品。因此，鹰派会入侵。如相遇时的得益大于成本，鹰派会是演化稳定策略。

即使种群全是鹰派，遇见的任何其他成员都会打架，如 V 大于 C，这情况也是稳定。如 V 是小于 C，即是相对于胜利的奖励，成本（受伤）很高，可以预期有混合策略。

无论是从 100%鴿派或 100%鹰派开始，向量是朝向中间，会在何处稳定将取决于 V 和 C 的关系。为何这是混合策略。那一策略都不是演化稳定策略，能够在这 V 与 C 的关系中坚持下去的唯一原因，是这些策略会达至某种中间频率。如果有太多鹰派，鴿派胜出；如果有太多鴿派，鹰派胜出。这博弈例子将导致混合策略。

方舟子：你要当鴿派还是鹰派？

虽然老子教导我们："圣人之道，为而不争。"但凡人之道，总是要争的。这倒也称得上是"道法自然"，因为在自然界，为了争夺资源（比如食物、配偶），一个物种的成员彼此之间是难免要争斗的，甚至要搏斗。搏斗的战术可以简单地分为两种：一种是"鴿派"，发生冲突时只是虚张声势地吓唬一番，一旦搏斗真正开始，就逃之夭夭；一种是"鹰派"，不顾一切地搏斗下去，直到一方受重伤或死亡而失去搏斗能力为止。

假如一个社会的成员全部都是鴿派，这样的社会大约接近于老子的理想了。可惜这个美好社会是不稳定的，因为如果突变出了一只鹰派，在与鴿派搏斗时战无不胜，有生存优势，它的基因就会在后代中传播开去，鹰派在后代中会越来越多。

假如一个社会的成员全部都是鹰派呢？那将是一个时时要拼个你死我活的血腥社会。幸好这样的社会也不稳定，因为如果突变出了一只鸽派，虽然它在搏斗中每战必败，但是也不会有伤亡，而鹰派彼此之间的争斗会有伤亡，这样，作为鸽派也有生存优势，它的鸽派后代也会越来越多。只有鹰派和鸽派各占一定的比例，才达到了稳定状态。

有的社会成员可能会灵活一些，根据条件的不同采取不同的战术，例如，“如果我是领地主人，就当鹰派；如果是入侵者，就当鸽派”的“资产派”，我们很容易发现，大家都当资产派，才是最好的策略。假如突变出了一只鹰派，虽然在它是主人而资产派是入侵者时可以轻易获胜，但是在它入侵资产派的领地时却要发生激烈的搏斗，讨不了好去，两项比较，还是不如也当资产派。假如突变出了一只鸽派呢？在它是入侵者时只能逃跑，而在它是主人时却要和入侵的资产派和平共处，还是不如也当资产派。这就是为什么动物们普遍采用资产派策略。

这个鹰－鸽博弈是英国生物学家梅纳德•史密斯在上世纪 70 年代提出的。通过分析动物争斗行为，梅纳德•史密斯开创了一个新领域——进化博弈论，自然选择是博弈的决策者。进化博弈论在数学上非常整洁、漂亮，但是这是根据一些简单的假定做出的，很难在实际的动物群体中进行验证。不过，人们可以用计算机对此进行模拟。

俄罗斯科学家伯特瑟夫和特琴用计算机程序设计了一个二维人造世界。这个世界由一个个格子组成，每个格子相当于一块小领地，会时不时地冒出食物，能被在那个格子里的生物吃掉。生物除了吃，还能休息，走到隔壁的格子，对进入格子的其他生物进行攻击，以及像细菌那样用一分为二的方式繁殖。这些活动都要耗费一定的能量，休息耗能最少，攻击耗能最大。体内能量可以通过进食来补充，攻击时受害者也会输掉一部分能量转移给攻击者。如果体内能量用完也就死了。后代遗传了亲代的特点，但也能发生变异。

设计者没有给这些生物预设行为策略，而是让它们自己去进化。虽然可能出现的行为策略是个天文数字（大于 10 的 1000 次方），但是进化的结果，出现了三种策略：从不攻击别的成员、受到攻击就跑的鸽派；靠四处攻击别的成员为生的鹰派；留在自己的格子里不去攻击邻居，但是一发现入侵者就立即攻击的资产派。不出所料，资产派占了大多数。不过，资产派的出现有个条件：一个格子里的资源要足以支持一个定居者，这样资产派才能安分守己地待在自己的领地。如果资源太少，养不活资产派，就逼着大家去当鹰派或鸽派。

如果亲戚遗传了相同的标记，并能够辨认标记分清敌我，情形就截然不同了。这时除了各自谋生的自私成员之外，还会进化出合作成员，采取三种合作策略。一种是合作鸽派，它们不理睬外人，但是会把格子让给亲戚，自己出走避免竞争。一种是合作鹰派，它们同样会把格子让给亲戚，但是一发现外人就会攻击。研究者把它们称为“鸦派”，因为俄国有句谚语：“乌鸦不啄其他乌鸦的眼睛。”鸦派是从鹰派和资产派变来的。还有一种是全新的门派。亲戚们在同一个格子里生活，并共同对付入侵者。这种行为和椋鸟等能共同抵御外侮的小鸟相似，因此研究者称它们为“椋鸟派”。

不过，这些合作策略的出现，和资源的多少有很大的关系。当每个格子的资源不足以维持两个成员时，鸦派占了优势，它们的比例很稳定。但是在资源比较丰富时，椋鸟派的数量会逐渐上升，不过，其他两派也都设法生存了下来。如果每个格子的资源太少，少到不足以维持一个成员，又会出现一个新门派，它们比鸽派还超脱，一看有人进入它所在的格子，不管是敌是友，有没有受到攻击，自己都马上出走。它们恰好与资产派相反，是无产派。

如果一个椋鸟派成员的体能下降到一定程度，它就离家出走，宁愿去和外人拼命抢资源而死去，也不愿留下耗费家乡的资源。它们被研究者称为亡命徒，不过更像是壮士。

转录自 http://scitech.people.com.cn/GB/9211162.html

囚犯困境模型：合作或背叛

甲方的得益矩阵					
		乙方的策略			
		合作 C		背叛 D	
甲方的策略	合作 C	E(C,C)	R=3	E(C,D)	S=0
	背叛 D	E(D,C)	T=5	E(D,D)	P=1
合作 C 是演化稳定策略，如 E(C,C)> E(D,C)					3<5，不是
背叛 D 是演化稳定策略，如 E(D,D)> E(C,D)					1>0，是
如 T>R > P > S 和 R>(S+T)/2，背叛 D 是演化稳定策略。					
T=Temptation 单方面背叛的诱惑，R=Reward 双方合作的报酬， P=Punishment 双方背叛的惩罚，S=Suckers 单方面受骗的代价。 各数值是博弈理论研究惯用的数值。					

现在看看「囚犯困境」。这是甲方的得益矩阵。方格是甲方和乙方的策略。C 是合作，D 是背叛。这博弈的设计展示：合作对双方都有好处，但双方都有背叛的动机；如果决定结果是短期自私，背叛会战胜合作。如这样的博弈只进行一次，囚徒困境不可能演化出合作与利他主义。相反，只会得到公地悲剧。

R,S,T 和 P 是双方各自采取合作或背叛策略时，甲方的得益。R,S,T 和 P 配上数值以表达常见的情况，选择这些特殊数值是迫使必然会选择背叛。如合作与合作博弈的预期值是高于背叛与背叛博弈的预期值，合作才会成为演化稳定策略。

事实并非如此。如背叛与背叛博弈的预期值是高于合作与合作博弈的预期值，背叛会成为演化稳定策略；这说法是成立的。看看收益：3 大于 1。如种群全是合作者，各自得到 3。如种群全是背叛者，各自只得到 1。

由于收益矩阵是这样建立合作者与背叛者之间的相互作用，所以这是演化稳定策略，而这一块对群组有好处，但面对背叛者入侵时并不稳定，因为背叛者与合作者对阵时，得益更多。当背叛者与背叛者对阵，事情变得恶劣，事实上这是公地悲剧。（阅读：公地悲剧）

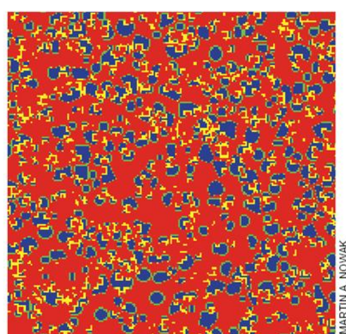
所以一般情况是这样的：如 $T>R > P > S$，而 $R >(S+T)2$，稳定策略总是背叛社会契约，总是不合作。这一切已经详细分析，成为在许多情况下使用的社会科学的典范式博弈。

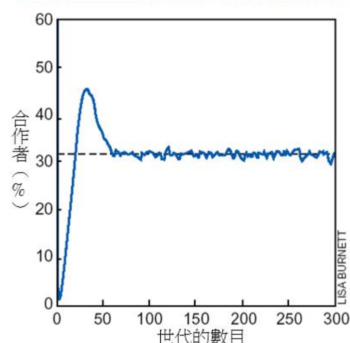
如果一次又一次博弈，情况又如何？这个想法是即使在这种情况下，即使博弈是囚徒困境的博弈，有了这样设置的奖励，就可以演化出合作。只是要一次又一次的博弈，不是一次性博弈，而是多次与同一人博弈。

这个非常简单的策略是可以成事的。密歇根大学的 Bill Axelrod 是政治学家，他发起电脑程式比赛，邀请全球参加者就这个囚徒困境问题设计电脑程式，反复互相对阵博弈。事实证明，一个很简单的「以牙还牙」程式做得非常好：对阵的第一步是合作，如果碰到背叛者，会被他殴打；如碰到合作者，双方共赢。对阵的第二步是重复对手上一次的策略。「以牙还牙」策略之所以成事，基本特点是这策略一方面打击报复，一方面宽容又不记仇。对方背叛，你惩罚他。如果他变得合作，你不记仇，下一回合与对方合作。

经过大量研究，发现有一些极其微妙和复杂的策略，稍胜于「以牙还牙」。「以牙还牙」的优点是「简单」，容易记忆，不需要非凡的认知能力就可以执行这行为策略。

加入三维空间，策略变得更复杂。要点是所谓「**种群粘性** population viscosity」，即是某些个体在空间中相遇的频率高于在种选中的随机混杂分布，促进合作。





哈佛大学的 Martin Novak 想出很多很好的二维方法表达博奕。左图是多个个体参与囚徒困境博弈，与邻居对阵。这是一个可能的结果。蓝色现在是合作者，上一回合也是合作者。绿色现在是合作者，上一回合是背叛者。红色现在是背叛者，上一回合也是背叛者。黄色现在是背叛者，上一回合是合作者。个体能否在种群存活，取决于对阵时是赢或输。

图中可见一些合作者已战胜一些背叛者，形成蓝色小岛。这个博弈游戏的合作百分比有升有降，稳定在 30%。

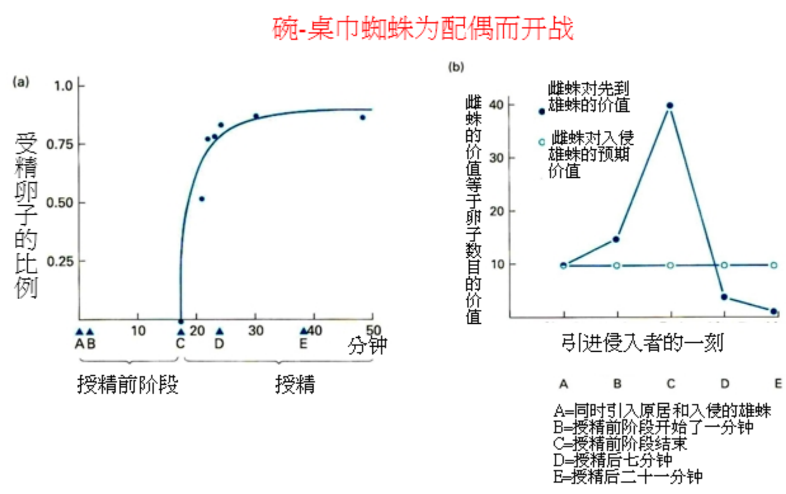
陷于这样的困境，如只是孤立考虑一个互动，这将是百份百背叛。只要把个体放进空间，有机会与其他人多次互动，会创造环境让合作者与合作者实际互动，双双胜出；一旦它们建立合作的空间，就会生息不休，在众多背叛者之中守住阵地，这是由于互动的二维性质。

生物的博弈

这一讲一直谈论抽象的数学，以下提出一些生物的例子。这些例子不是直接测试演化博弈理论，而是把博弈理论的思维应用于生物环境，从中得知博弈时作出的假设。


[225]

早期应用例子是身长 0.2 英吋的碗-桌巾蜘蛛。雌蛛织出碗状的蛛网，下面有另一层像桌巾的蛛网，拉出几条绊线。昆虫飞过被绊线打落碗网，坐在桌巾网的蜘蛛立即跑过来抓住猎物。交配是在桌巾蛛网上进行。



图片类似上一讲的粪蝇授精图片。(a)图：雄性为卵子授精，在交配的一刻概率最大，然后边际收益递减，最终授精率大概是 90 或 95%。 (b)图对比先到与入侵的雄蛛。先到的雄蛛已向雌蛛求爱，知道是否已经有实际交配或是好事即将发生。

先到者知道一切，入侵的后来者不知道发生了什么，可以假设对曲线的形状一无所知；它可能知道曲线已经开始，但不知道是什么形状，所以它只对雌蛛的平均值作出简单假设。

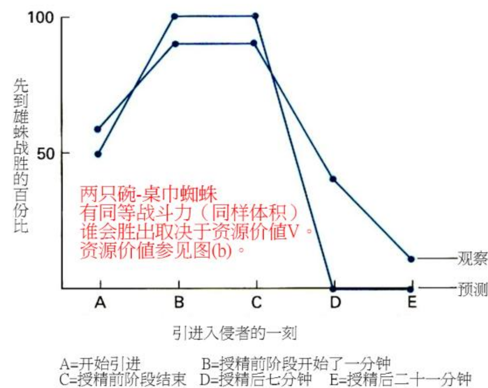
先到的雄蛛知道这条曲线，交配的时间越长，它的得益越来越大，然后已授精 90%卵子，到了交配的终结阶段（D 点和 E 点）向下掉落。这一切发生非常快；在实地研究行为，最好是快快结束，很快拿到数据。

---

[225] http://www.marylandinsects.com/images/Bowl_and_Doily_Spider_--_Frontinella_communis.jpg

开始授精后七分钟，雌蛛对雄蛛已经没有什么附加値，雄蛛最好的下一步是离开，试图寻找另一名雌性。

后到的入侵者没有那么多信息，只会简单假设这雌蛛有一定平均值：还没有与她交配，所以这是预期値。



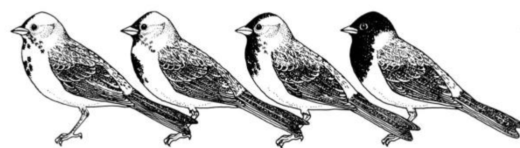
看看蜘蛛的预测行为和实际行为。预测是原居雄蛛如被阻，会拼命力争；但在授精后七分钟，它会淡然处之，不再为此战斗。观测值和预测值相差不远。

这案例的博弈理论有所扭曲。得益矩阵的成本—效益比例因为交配行为而改变；一个参与者知道，另一个不知道。这例子为演化博弈理论引入另一层次：谁知道博弈潜在收益的资讯，这会造成很大差异。这假设不是鹰鸽博弈，不是囚犯困境。这是生物学一些重要方面，改变了分析。

简单重复一次。如两个雄性开始竞争，双方没有任何得益的资讯，大块头会胜出。如竞争双方战斗力相同，得益的差异决定胜负。在授精前阶段，先到者会更致力战斗，胜数较高；但在授精后七分钟，后到的入侵者更可能胜出。

即使先到者的体积小于入侵者，如得益较大较多，先到者会坚持更长时间。大自然常见小不点与大恶霸开战，因为小不点知道侥幸胜出后的得益。如成本和效益几乎相等，双方会斗争到底，直到一方或双方都严重受伤或死亡。这是另一种方式强调演化的得益底线是后代，不是个人的生存。为了下一代，它们愿意承担很大的风险。

另一个例子是北美地区的赫氏带鹀（Harris 麻雀），这是关乎信息，关乎诚实的信号和看法。头脑简单的麻雀被欺骗。



赫氏带鹀的羽毛差异。较黑〔头端〕羽毛的雄鸟在鸟群中占主导地位，在战斗中多数胜出。

这是华盛顿大学博物馆 Seivert Rohwer 的研究。他注意到大自然世界的雄性赫氏带鹀的头端羽毛有很大差异。较黑〔头端〕羽毛的雄鸟在鸟群中占主导地位，在战斗中多数胜出。鸟类有很多这样的信号例子，说明它们的条件和如参战时胜出的可能性。

赫氏带鹀的主导讯号实验（Rohwer 与 Rohwer, 1978）			
下级鸟的实验设置	外貌看来是主导	行为看来是主导	地位是否有提升？
(A) 染上黑色	是	否	否
(B) 注射睾酮	否	是	否
(C) 染上黑色和注射睾酮	是	是	是

Seivert 利用本来没有主导地位的下级鸟鸟做实验，分为三组：染上黑色喷漆，或注射睾酮，或染上黑色喷漆+注射睾酮。(A)组下级鸟染上黑色，看起来有主导外貌，但没有主导地位的行为，因为下级鸟不知道已经漆成黑色，体内也没有睾酮。下级鸟在鸟群的地位没有提升。

(B)组下级鸟注入睾酮，行为变得主导，但外貌没有主导信号，它们因而挨打，在鸟群的社会地位没有提升。从鸟类的角度来看，这些下级鸟的非常行为是极具欺骗性。

(C)组下级鸟同时被染上黑色和注射睾酮，基本上是完成了演化和发育的过程；雄鸟的黑色羽毛是自然表达有有较高睾酮水平：它们看起来有优势，有主导行为，社会地位提升。

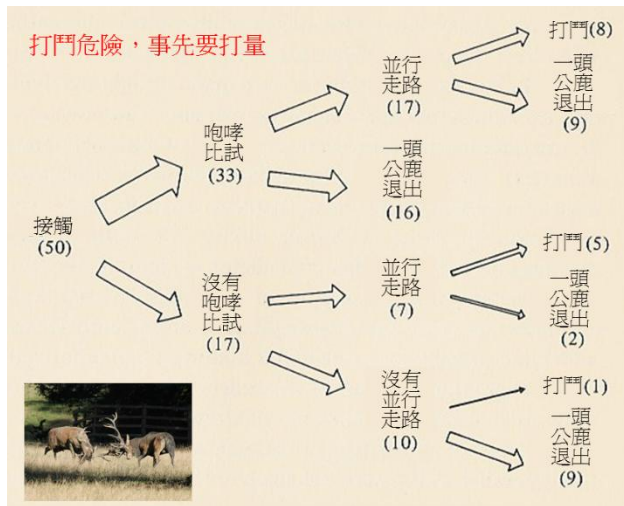
译注：Rohwer 的研究似乎有多个版本，有两篇论文提到睾酮实验，正好有相反的结论。

教授取材的是 1978 年论文 *Status signalling in harris sparrows: Experimental deceptions achieved*。Rohwer 另一篇 1981 年论文 *A Field Study of Social Dominance Plasma Levels of Luteinizing Hormone and Steroid Hormones in Wintering Harris Sparrows Zonotrichia-Querula* 分析血浆中皮质酮，睾酮和促黄体激素与赫氏带鹀在冬季时羽毛差异发出社会地位的讯号。发现在无雪条件下，皮质酮含量与社会地位呈负相关关系。但在大雪后捕获的样本，皮质酮含量与社会地位呈正相关关系（虽然不显著）。无论天气情况，睾酮和促黄体激素与优势地位没有相关性。〔网上只看到文章的撮要，翻译以供参考。〕

洪兰的〈权势使人忘记自己是谁〉写道：「Sievert Rohwer 把这种鸟〔赫氏带鹀 Zonotrichia querula〕的幼鸟染色成突变鸟的深色，结果这只幼鸟的地位瞬间被提升了，别人看到它立刻退避三舍，恭敬地礼让它，经过一段时间后，它就忘了它是谁，开始趾高气昂起来，明明是团体中地位最低的幼鸟，现在它已深深相信自己是老大，走路有风了，这个自欺欺人的现象令人惊讶。」。（天下杂志 356 期 2006/09）文章没有提到睾酮的对照实验，结论也完全不同上文的总结，由此引伸的结论完全不能成立。

这是扭曲了的演化博弈理论：意思是你如何看待对手，是否知道对手是否试图欺骗，是重要的事像情。还有另一个问题，这就是在行动升级前，必须三思。

我念研究生时，有一头大狗 Aikane，重约 130 磅。有一天，我带着 Aikane 散步，五十英尺远拐角处来了一头德国牧羊犬。两头大狗提高警觉，耳朵和毛毛都竖了起来。它们开始互相狂吠，高速朝着对方冲过去。眼见一场大战就要开打。这两头大狗冲到路旁的木柱，各自泡尿，就趾高气扬走开了。它们避免了严重损害。



红鹿相遇又会是怎么一回事。红鹿打架，真的是你死我活，鹿角锁死不能分开，最终可能双双饿死。鹿角可以撕裂对手的眼睛，或是造成伤口，因为感染细菌性败血症而病死。因此，打架是危险的。但打架是繁殖下一代的唯一出路。

因此，红鹿首先要评估形势。双方相遇时首先互相咆哮。秋季的鹿群就是这样的咆哮。雄鹿是以咆哮声来显示它有多棒，多强壮。如双方的咆哮声同样吓人，它们就并行走路，彼此打量。观察证明，如双方体型相若，并行走路可能四，五小时。看看谁先放弃。

在某些情况下，其中一头雄鹿会退下，认为不值得打架。如并行打量没有解决问题，最终还是会开战，直至一方胜出，一方退下。

动物之间的实际战斗比简单的鹰鸽博弈更为细致。我认为这可能是真实的。在演化生物学的各式各样权衡取舍中，每有显著的成本，即会有行为的修正，或某种方式去调整成本，目的是降低成本。动物要交配，但可能的话不要为此送命。之前提到的演化博弈没有提到这简单的假设。

这样的假设放诸现实世界，情况会是怎样？这项假设的背景是庞大的随机混合种群。如果加入亲缘选择，对手彼此之间有相互关联，战斗双方可能是兄弟，分析就变得复杂，但结果是非常简单：如果双方有相互关联，彼此更有礼貌。这并不奇怪。

如果有多次博弈和学习的机会，结果会有变化。如果没有从经验中学习，有多次博弈确实没有任何区别。能够学习和记忆，把反复的囚徒困境发展成为合作。必须有一些认知能力才做到这一点。如果种群规模小，突变可能不是罕见，其基本模式必须改变。

事实证明，演化稳定策略与无性生殖没有什么关系。有性生殖系统一般有更多基因影响一个性征，种群较易达致演化稳定策略。

一如碗-桌巾蜘蛛、鸦鸟和红鹿的例子，如竞赛对手的条件不对称，这将改变结局。如果分析单对单竞赛与以寡敌众（整个种群）的情况，原来突变一般是与整个种群的竞赛。可以用电脑模拟，但难以分析解析，不过，这分别不大。

演化博弈理论的要点：这是抽象的工具，在检视表现型的频率依赖演化时可能用得上。作为演化生物学家或行为主义者，利用这理论来测试一些生物特质面对任何可能的突变时情况，对你的心理健康有好处。这是非常有用的标准。

举例来说，如果研究苏格兰红松鸡在秋季的大集会，如有人认为这是为了明年不会生育那么多，演化稳定策略可以质疑种群可能有一个突变，无论种群数目已经如何庞大，也会在春天时尽情生育。这简单的小小思维过程可以判断提出的说法是不成立的，因为自私的突变会入侵。所以这是非常有用的标准。

下一讲讨论交配系统和双亲照护。

（轉錄自 Robert E. Schenk《經濟學入門》第三章）

第二節：囚犯的困境

囚犯的困境 prisoner's dilemma 是關於兩個囚犯的故事。他們犯了令人髮指的罪行而被捕，分別接受盤問。兩人都知道，如果大家都不招供，控訴他們犯了嚴重罪行的機會不高，只會為改控較輕微罪行而受罰，入獄一年。如果兩人都招認嚴重罪行，每人就要入獄二十年。如果有一位囚犯認罪，又願意指證另一位，他因為和警方合作，可以得到假釋。死不認罪那一位就要終身監禁。以下圖表列出可能的結局。

有了這些可能的結局，各自都有強烈動機去獨自招供。倘若囚犯甲默不作聲，囚犯乙先招供，肯定有好處（假釋比坐牢一年好）。倘若囚犯甲也招供，囚犯乙也有好處（坐牢二十年比終身監禁好）。因此，囚犯乙會招供。囚犯甲也因為同樣理由而招供。

囚犯的困境

囚犯甲的策略 \ 囚犯乙的策略	不招供	招供
不招供	一年 / 一年	假釋 / 終生監禁
招供	終生監禁 / 假釋	二十年 / 二十年

在「囚犯的困境」個案，行為取決於私利，而不是團體利益（個案的團體只包括罪犯，不是社會整體）。這個故事可能令 Thomas Hobbes 開心。他是十七世紀中期的政治理論家，也是經濟學的祖父，因為他把兩項假定引入到學術討論：其一，個人是社會分析的基礎；其二，私利是人們的推動力。他認為追求私利，不受管制，只會帶來混亂；只有發展政府和強行管制人們的權力，才可以把混亂理順為有秩序。

囚犯的困境
解決辦法

囚犯甲的策略 \ 囚犯乙的策略	不招供	招供
不招供	一年 / 一年	假釋和被殺 / 終生監禁
招供	終生監禁 / 假釋和被殺	二十年和被殺 / 二十年和被殺

第三节：囚犯的困境 (续)

「囚犯的困境」可以有另一个版本。假设这两名囚犯都是属于同一个帮派，如果出卖同党，必被帮派杀害。这样一来，故事的结局就会完全不同：两人拒不招供。个人利益和团体利益是一致。这并不是囚犯的动机或目标改变了，而是改变了诱因或代价。左图说明新的代价。个案矛盾之处是加入「帮派杀人」这因素，对犯罪二人组有好处。正常人不会想到，可能变坏的后果竟然会令事情好转。

对霍布斯 Hobbes 来说，有了政府才可以改变代价，合作行为才可以代替自相残杀。亚当・史密的《国富论》更清楚表达第二个论点的后果。他认为有良好动机如自由贸易和竞争，团体的福祉和追求私利是可以一致。他谈到屠夫，面饱师傅和酿酒人出售商品，是为了爱自己，不是爱社会；他说得很清楚。

如果团体中的个人以私利为动机，团体不会发达兴旺，必须要找出方法寻求团体和个人的利益是一致。国家作为最大的团体，包含众多小团体，这是大问题。解决问题有两种基本办法：其

一是霍布斯提出从上而下的监管和计划，其二是史密的私有产权和市场机制。

在讨论这两种**协调办法**之前，我们先考虑「囚犯的困境」个案中**私利**的假定。

第四节：私利

「囚犯的困境」假定当事人是自私的，不理他人死活。这假定不一定是对的。人们有时会关怀他人。假设这两名囚犯都是献身理想的革命人士，或是夫妇，那么即使有第二节的代价，囚犯都不会招供。每位囚犯考虑的，不只是自己会怎么样，也会关注另一位囚犯会怎么样。

但是，我们无需争论好心一定有好结果。假设已经有足够证据，证明两名囚犯和罪案有关，他们亦彼此关心。如果两人都不认罪，每人都可能判刑十年。在这情况下，两人都可能为了开脱同党而承认是自己犯案。如此一来，每人的判刑就远比大家拒不认罪来得严重。当然，如果他们能够沟通合谋，这是不会发生的。但是，人生中不是时常可以沟通和取得资讯。有良好动机，但智识贫乏，对团体福祉有害无益。

如果撇开资讯和知识的问题，我们可以从这些个案情景中得出结论，即是团体（包括国家这个大团体）要取得好结果，有两种方法。团体可以不理会动机或目标，只顾追求成果；团体也可以不计成果，只是寻求动机或目标。对私利的假定多想一下，就会明白不能忽视资讯和知识严重限制了团体如何安排组织的问题。

讨论私利，要分清楚人们在小团体的行为和动机，是和大团体情况不同。在小团体情况下，例如家庭，部族或工业社会前的农村，私利似乎是众多决定行动的动机之一。同样重要的动机有忠诚、责任、慈爱和同情。在这些情况下，私利--不顾他人利益--是道德败坏。小团体时常要倚赖无私的动机才有好结果。没有无私的动机，家庭作为小团体的基本单位是不可能存在。在家庭中，一般都会是好心做好事，因为家人彼此深入了解。在小团体情况下，人们常会考虑本身的行动会否影响他人。

假定大团体可以和小团体一样的组织起来，是危险的想法。随着团体越来越大，要有更多知识，良好动机才可以有好结果。再者，随着团体变大，受个人行为影响的不再只是熟悉的人们，而是不知名字的陌生人；这会影响行为。

当我们把团体分为大与小，我们会发现「自我利益」行为的假定是极为薄弱。事实上，我们可以假定人们是无私和利他的--只关心他人的福祉--但行为看来是自私自利。我们可以假定，在彼此有关系的小团体（例如家庭和朋辈），利他思想是相当强烈；但对陌生人（社会大团体）则是薄弱甚至不存在。举例来说，某人关心家庭福祉，但在大团体眼中，他的行为与以狭窄私利为动机的行为没有什么分别。这位仁兄会争取最高工资，购物付出最少。要求他为大众利益而接受较低工资，简直是缘木求鱼；因为这损害他最想照护的小团体：他的家庭。

第五节：小团体

有时，大团体动机比我们留意到的小团体动机来得更适合。举例，一位经理人在讨论日本企业结构时是这样说：

> 「争取质量的最重要途径，是要让员工觉得他们是大家庭，在公司有重要的角色。....在日本，员工希望在公司终身工作，所以个人利益不是那么重要....日本的说法是工作第一，家庭生活第二。」[226]

无论如何，了解大小团体动机的不同，让我们明白只能以自我利益才能组织大团体。改变人们的自私思想为利他是不足够的，还要是更广泛的利他。人们关心陌生人，犹如关心自已，家人和朋友。

俄国有一个英雄的事迹正好是这种改变的表证。1932 年，莫诺索夫 Pavlik Morozov 向当局举报父亲是人民公敌。他父亲是市长，似乎向逃离饥荒的灾民发放或出售通行证。十三岁的莫诺索夫向秘密警察揭发父亲的罪行。父亲被处死。他的祖父和叔伯露出反动的本性，报复杀死莫诺索夫。莫诺索夫成为苏联的光荣烈士，许多学校和青年团体都以他命名。共产苏联是以「无私」精神来管理国家，人民必须都是莫诺索夫。他们要顾虑不知名陌生人的利益，起码是等同本身和家人、朋友的利益。

经济学者一向认为人们的目标是既定的，所以不会试图发展任何理论来解释人们的目标是如何形成的。这样的态度是反映一项假定，这就是不可能全部改变人们，要求他们信奉广泛的利他主义。不是每个人都接受这样的假定。大部份马克斯主义国家都以马克斯之名来为政策辨护，相信或宣称相信人是可以改造的，不再追求私利，为团体的福祉而奋斗。有些政府试图以改造国民来推翻经济学者的假定。中国的大跃进和文化大革命，柬浦寨的赤柬血腥时代是改造的极端例子。这全都失败。如果将来有谁能够推翻这项假定，经济学就要起革命，经济学说变得无关紧要。（当然，大多数的经济学者都不相信这假定会被推翻；不是这样，他们不会花那么多时间来研究经济学。）

第六节：以牙还牙

「囚犯的困境」情景中，两人的能抉择是简单的，因为他们之间只有一次互相影响的机会。如果他们将来有机会时常踫头，互相影响，情况就会不同。他们会顾虑彼此的行为会如何影响对方的行为，因此，「囚犯的困境」这故事有不同的结局。

以下是阿兰和阿瑞两姊弟的案例。母亲要求两人每星期天先收拾妥当，才可以外出玩耍。两姊弟可以选择认真做事，或是漫不经心。如果两人认认真真，一小时就做妥。如果两人磨洋工，就要三小时。如果一人偷懒，一人认真，就要一个半小时。阿兰把几个可能性，从最佳到最环排列为 **a, b, c** 和 **d**；阿瑞也类似排列。

[226] *The Wall Street Journal,* April 29, 1983, 14 頁

再探討囚犯的困境		阿瑞的選擇：認真工作	阿瑞的選擇：偷懶
阿蘭的選擇	認真工作	工作一小時 / 工作一小時 (b)	90分鐘做半小時工作 / 工作90分鐘 (a)
	偷懶	工作90分鐘 / 90分鐘做半小時工作 (d)	3小時做1小時工作 / 3小時做1小時工作 (c)

依照「囚犯的困境」的逻辑，两人都会偷懒。但是两姊弟每星期都要讨价还价一次，情况就变得复杂。今天你怎样做，会影响对方的未来行为。两个人的策略不能只看今天要怎样怎样，还要想到下星期会怎样。阿兰怎样做，会影响阿瑞；反过来，阿瑞怎样做，又会影响阿兰。这样来来回回，互相影响的决定，就是**信息反馈 feedback**，决定策略变得复杂。

参予者应采取什么策略？虽然没有万应灵方，简单的**以牙还牙策略 tit-for-tat strategy** 在多数情况下都适用。以牙还牙，就是在开始时与对方合作，然后敌进我进，敌退我退，模仿对方的反应。以牙还牙是「好策略」，表明合作的意愿，大家不会怀恨在心，双方也不会占便宜；因为任何不合作的「偏差」行为立即得到回报。

如果阿兰采用以牙还牙策略，第一个星期她努力工作。如果阿瑞偷懒，下星期阿兰也会偷懒。阿瑞知道不能够占便宜，就变得合作；以牙还牙策略是双方合作的开始。

Robert Axelrod 的大作《合作的演变》*The Evolution of Cooperation*(Basic Books, 1984)，探讨在不寻常情况下，以牙还牙策略如何赢得合作。他强调这可以解释第一次世界大战时有自发性的短暂「和平」。战争初期，对阵双方有无形默契：如果不是进行大战役，不会随意开火伤害对方。两阵对决，最当然的策略是尽量杀死敌军，削弱对方实力，争取大战役时的优势。但这先发制人的策略只会引来对方的报复。

战事前线的无形默契，说明即使不考虑利他主义，人们还是可以合作。身在后方安全地带的将军当然不高兴，下令军队在平日也要尽量消灭对方，但他们无从核实军队是否有执行。后来无意中找到办法，结束了这一次非正式的和平对峙。当时是英军派出突击队，每次突袭奉命要带回俘虏，否则死刑对待。前线士兵不能弄虚作假，于是不能继续和敌人合作。

舉手或舉拳？		其他人：舉手	其他人：舉拳
你	舉手	20	—
	舉拳	30	10

增加两方互相影响的机会次数，会弱化「囚犯的困境」的基本逻辑，但增加囚犯的人数反而强化。让以下的课堂游戏来引证一下。每一回合，各人要同时举手或举拳。你要估计大多数人会举手或举拳，争取高分。每一回合最低分的淘汰。计分办法见下图。

游戏会如何进行？你可以试一试。一般是几个回合下来，只剩下几个人。（留意共享资源的问题和人数多的「囚犯的困境」是一致的。）

第三十四讲：交配制度与亲子照护

这一讲谈论交配系统和这系统与亲代照护的互动方式，略略谈到父母疏忽，亲代照护，以及父母为照护而起的冲突。以大象为例子，大象的交配系统是怎样的？

是后宫制，这其实是家庭结构的情况。祖母通常是女家长。雄象在繁殖季节加进来，但通常雌雄是分开生活。大象可以听到多远的另一大象？有人认为大概是十到十五公里，像蓝鲸一样以极低频率的密集声音彼此交流。十到十五公里之外的公象可以赶上母系群体和可能的配偶；它知道它们在哪里。

谈谈亲代照护的收益和成本。要注意由母亲、父亲或亲代照护子女各有不同有趣的理由。父母忽视或杀死后代，或是兄弟姐妹残杀是有理由的。



Tim Clutton-Brock 对这些问题有很多真知灼见。这是他在南非和博茨瓦纳边境牧场和他的猫鼬老朋友。我建议你看看他的有趣思维方式，提出极其简单的解释替代当前一窝蜂的想法。

Tim 发表了多篇论文，对人们以为亲缘选择选定的事物，提出简单的解释；例如合作或群居等事物都有简单的解释。他这是表达剑桥的经验主义传统，而不是牛津的理论传统。

剑桥人称牛津为「中原的文科学校」，牛津人指剑桥是「丘陵区的技校」。两校的区别很有趣。

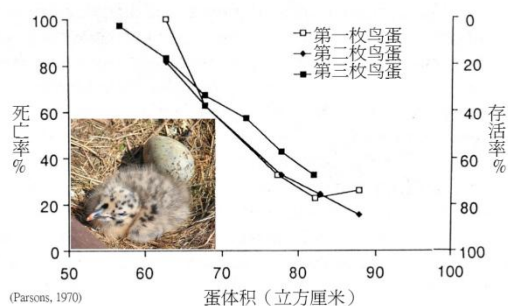
Tim 很关心亲代照护，还写了一本书《亲代照护的演化 *The evolution of parental care*》。父母照护是提高下一代的适应度，不等同亲代投资。

亲代照护和亲代投资

「亲代投资 parental investment」实际上是由 Robert Trivers 定义：对子女的照护在何种程度降低父母的剩余生殖价值。基本上这是测定剩余生殖价值的减少；后代提高了适应度，代价是父母未来适应度的成份有损失。

亲代投资有很多方法：准备筑巢，生产配子，照护孵蛋。照护幼儿：即使不供给任何食物，也要保护免受天敌攻击；可以在孵化或出生前提供食物。有很多方法做得到：储存食物；后代吃掉母亲的躯体：蜘蛛，一些螨；胎儿吃掉其他卵子或兄弟姊妹（胎内互残）；胎儿吃掉卵巢或输卵管的分泌物；胎儿吃掉特殊的育雏室的分泌物；胎儿通过胎盘或伪胎盘从母亲的血液取得营养。

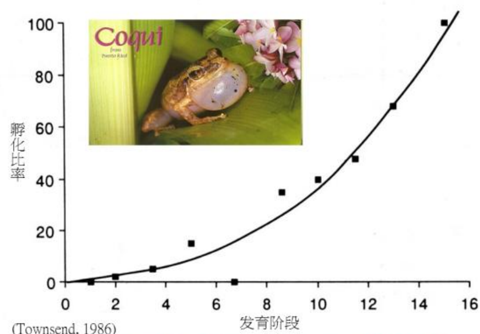
我们对亲代照护方式的认识是认为理所当然。看看大自然的亲代照护方式，是有大范围的差异。有些案例是演化导致亲代照护到某一程度然后停止，似乎到此为止已经够好，也许已经是最好的了；这不是人类的情况。



银鸥蛋体积与孵化后死亡率，以产蛋先后排列

左图的数据解答一个非常简单的问题。银鸥每次孵蛋三枚。这是第一、二、三枚蛋孵化后的死亡率。留意体积较大的鸟蛋有较高存活率或是较低死亡率。不论鸟蛋是第一、二或三枚，最大型鸟蛋的孵化有 80%左右，最小体积鸟蛋死亡率几乎是 100%。

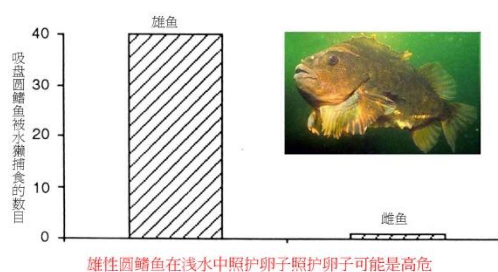
这些简单数据说明大鸟蛋有更强能力调节温度，抵抗疾病，抵抗抽搐和寄生虫等等。



在卵子发育期间，每一、两天不同阶段拿走雄蛙，多明尼加树蛙卵子存活至孵化的比率

这是原产於波多黎各的多明尼加树蛙，一只体型细小，叫声特大的树蛙。求偶时的高音叫声 "co-qui" (ko-kee')在半公尺的范围内可达 100 分贝。这种树蛙由雄蛙照护下一代，蝌蚪生活在水中植物的叶和茎之间的空间。雄蛙在树上守卫，免受蛇和昆虫这些天敌捕食。左图是实验数据：在卵子发育期间，每一、两天在不同阶段拿走雄蛙，看看有多少卵子孵化变成蝌蚪。

在这三到四个星期的孵化期，若是卵子已经发育一段长时间，即使父亲离去，影响不是很大；到了第十六阶段，可算是大功告成。雄蛙的照护守卫在卵子发育初期是绝对关键。要是父亲放弃守卫家园，适应度会蒙受巨大损，这见诸早期阶段的偏低存活率。



雄性圆鳍鱼在浅水中照护卵子照护卵子可能是高危

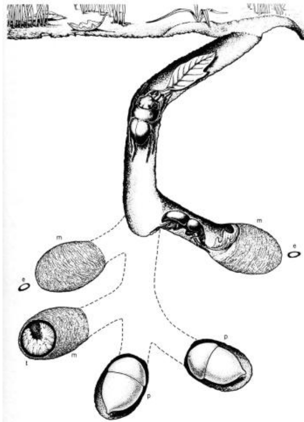
守卫家园可以是相当危险的。吸盘圆鳍鱼（团子鱼，狮子鱼）生活在苏格兰沿海，水獭也是在近岸浅水区觅食。而雄鱼负责守护巢穴。圆鳍鱼的交配模式极不寻常。例如鰕虎鱼、刺鱼和一些隆头鱼，都是雄鱼建立巢穴，雌鱼来到产卵，然后雄鱼保护卵子。

左图可见雄鱼被水獭捕食的数目远远超出雌鱼。父亲为了照护下一代，守卫家园，要付出昂贵的代价，甚至死亡。



守卫下一代不是必然要为它们提供食物。这是澳大利亚椿象，母亲保卫卵子和已经孵化的蛹（若虫）。没有母亲的守卫，可能没有卵子可以存活孵化成蛹。昆虫卵子和蛹有有很多天敌：寄生蜂，草蜻蛉等。

昆虫和其他节肢动物常见有亲代照护。蜈蚣是真正伟大的父母，出去觅食，把食物带回来喂食婴儿。蜈蚣婴儿长大到是成虫约 80%的大小才断奶。蜈蚣每一窝也许有十或十二条幼虫要照护。



喂食幼儿的另一示例是在卵子孵化前完或幼儿诞生时已准备好食物。金龟子、粪甲虫等昆虫是未雨绸缪的例子。雄性预先在地面挖洞，收集鲜叶和粪粒，交给藏在隧道的雌性。她把食物弄成椭圆球，然后在上面产卵子。卵子孵化成蛹，吃掉这些食物球。

更可怕的亲代照护是创造条件让兄弟姐妹自相残杀。「胎内互残」有一个希腊名字 adelphophagy。



鼠鲨是不寻常的鲨鱼，长大后可长达十二至十五英尺。中图是怀孕鼠鲨的解剖图，胎儿藏在正在长大的大大卵黄囊。鼠鲨怀孕时有十至二十个胚胎，只有一个存活到出生。这个小恶霸吃掉了其他胚胎。



海螺[227]有同样的行为。软体动物一团团的产卵，孵化的第一个会吃掉其他。这方法确保后代有高品质，适当均衡，有所需生化成分的食物。

有趣的理论问题：保证一个后代的质量是否可以弥补十、十五个后代的损失？



滋养下一代的另一种方式是卵巢或输卵管的特有分泌。舌蝇[228]是医学上很重要的病媒，生命史非常有趣。大多数每天产卵十五，二十，甚至五十枚，但舌蝇每次只生一个大型，肥胖和高质量的后代。

227 http://www.marlin.ac.uk/imgs/o_mussels_whelks.jpg

228 http://deadlylist.com/Images/Tsetse_Fly.jpg

直至发育的第二龄（幼虫两次蜕皮之间的虫期），卵子一直留在母亲的生殖系统，嘴巴吸吮乳白色分泌物。卵子诞生时，立时掉落土壤，钻进泥土中蛹化。新一代完全无需在母亲体外取得食物，一切由母亲供应。





海龙　　　雄海马　　　雌海马

海龙和海马以及一些青蛙利用育室的分泌物来饲养后代。一些生物的伪胎盘有血管包围育室。雌海马的产卵器看起来有点像阳具。海马交配时，雌性把产卵器插入雄性的育室裂缝，放下婴儿。好奇怪的海马。美丽的海龙常见於水族馆和书籍封面，生活在南澳大利亚沿海，实际上是冷水海马。



照护幼儿，不一定要在出生前提供食物，可以做一个很好的卵子或蛋，孵化后才喂饲幼儿。埋葬甲壳虫把半消化的腐肉反流给幼儿。幸亏有埋葬甲壳虫，才不会四周散落著尸体。

有时我在家放置捕鼠器，捉拿白足鹿鼠和南泽旅鼠。我的处理方法非常简单：扔在花园里。埋葬甲虫在一个夏天晚上就可以处理掉。对此我一直印象深刻。




天鹅：一夫一妻　　　鸣禽：多夫多妻

这是少许自然史。以上的亲代照护案例是否有一般模式？你可能认为交配系统和亲代照护有相互关系是合乎逻辑。因此，如父母双方关心的后代，那么它们通常是一夫一妻制，例如天鹅；或是多夫多妻制，例如鸣禽类。





罗斯福麋鹿　　　（母亲照护）　　　旱獭

如只是母亲照护幼儿，通常是一夫多妻制；父亲的唯一贡献是提供精子，然后母亲独自照护后代。不同物种有不同原因采用一夫多妻制。罗斯福麋鹿在广泛的地盘觅食，雌鹿走在一起互相保护，预防天敌。在交配季节时，雄鹿当时也走过来，为了争夺雌鹿而打斗，但一般雄鹿是四处走动。在交配季节时，雄鹿会保卫后宫的妻妾。象海豹也会保卫后宫的妻妾。但这是有蹄类动物觅食阔叶的特殊个案。

旱獭守护后宫，基本上是守护一堆石头，免被其他雄性入侵。雌性旱獭以一堆石头为栖息居所，无论是否有雄性守护。雄性旱獭只是找到雌性的香闺，守著大门不让他人进入。

这是资源型的后宫机制。雄性不是守卫资源，就是守卫雌性。雌性只是四处徘徊寻找食物。





红领瓣足鹬雌鸟　　（父亲照护）　　　杨枝鱼

只是由父亲照护的都是一妻多夫制或多夫多妻制。少数鸟类是一妻多夫制，常见由父亲照护；鸵鸟不是真正的一妻多夫，但雄性鸵鸟负责守卫一堆鸟蛋；鱼类也有相同模式，例如刺鱼，吸盘圆鳍鱼，虾虎鱼等等。

居住在北部和北极地区的瓣足鹬是由父亲照护幼儿。这是颜色鲜艳的雌鸟；在其他不是一妻多夫制的瓣足鹬类，鲜艳色彩是雄鸟的第二性徵，不是雌性。雌鸟长出鲜艳颜色和向雄鸟展示时，卵巢分泌睾酮，她捍卫领土和在周围的三、四个鸟巢下蛋。雄鸟负责孵蛋，其睾丸产生雌激素。

雌雄鸟转换了性别角色，是由於激素启动一个遗传程序，可以令生物雌性化或雄性化。交配系统就是这样处理。

杨枝鱼和它的亲戚——海马都是由父亲照护幼儿。

什么决定谁来照护幼儿？受精方法颇为影响是雄性或雌性照护和养育后代。体外受精的物种更可能由雄性照护。这是有道理的，因为体外受精是雌性前来产卵，要照护的对象是现实的空间，雄性可能有捍卫的理由。

体内受精，后代实际上是在雌性生物的体内，还会住一会儿，这让雄性有机会跑掉。就是这样简单的原因，受精类型决定是雄性或雌性照护幼儿。



因此，海马是令人震惊的例外。海马一夫一妻制，体内受精，由父亲照护。体内受精是在雄性体内的育室，由雄性照护。在这种情况下，雌性可以自由离开，有趣的是她没有抛夫弃子，还是留在左右。

海马可能是这样的情况：一如海龙或瓣足鹬，前期是一妻多夫，然后发展为一夫一妻制。

怎么可能由一妻多夫制转变为一夫一妻制？如单亲已经可以好好照护幼儿，食物供应丰富，一女可以配多夫。从雌性的角度来看，把三或四个卵子交给雄性照护，然后找到另一雄性又放下三四个卵子，不会损害到第一胎的适应度，这样的行为是更有可能演化出来。单亲父亲真的可以照护很多幼儿。

如一开始时雄男性已经积极参与，这事情才有可能发生；交配系统不可能大跃进，必须是从父母双方都已经照护幼儿的行为演化过来。

这样的事情可以发生，可能主要因为每次下蛋或产卵的数量不多，产卵期较短，例如瓣足鹬、水鸟、食火鸡（鹤鸵）和鹟鸟。如雌性大体型，不太可能被愤怒的雄性欺侮，又占主导地位，这种情况更可能发生。



人类的一妻多夫实际上是文化驱动，涉及众兄弟共同继承农场；西藏和尼泊尔有这样的习俗。图中四兄弟共在一名妻子。这是局限於农业社会的非常交配系统，涉及继承规则。研读文化人类学，会发现世界各地这些文化继承模式确实对人类交配模式和亲代照护模式有相当大的影响。嫁妆社会与聘礼社会有很大差异。如家庭的男丁只能继承一个农场，空间有限，生活艰苦，这些事情有很大影响。

生殖冲突与亲代照护

生殖冲突 reproductive conflicts 如何与亲代照护互动？以前已提到父母与子女为了亲代投资而冲突。这可以导致黑猩猩性别分配的问题。Trivers-Willard 假说指出，占主导地位的雌性会多投资於儿子，低级别雌女性会多投资於女儿。

因为在有有主导阶层的社会，高级雄性有更好的交配概率，因此有孙儿的概率较高，若是想有机会在社会阶梯爬升，只会真正想投资於儿子，因为本身已经是占主导地位的雌性，儿子也是社会高层的机会相当高。

如本身是低级别雌性，生理条件差，儿子找到配偶的机会不大，不值得投资。投资於女儿，将来还有得到孙子的机会。以前已讨论了黑猩猩的情况。

生殖抑制

之前也还讨论了雌雄双方为了亲代投资的冲突会导致怀孕冲突，由人类身上的基因组印记调节。这是 David Haig 的概念，进一步由 Bernie Crespi 发展。兄弟姐妹为亲代投资而竞争，将导致育雏减少的分析。



猛禽下蛋的数目往往超出它们抚养的能力，这现象常见於鹰、苍鹭、白鹭、和猫头鹰。全部婴儿都可能孵化，但父母无法一视同仁，养活全部。婴儿争夺食物，会杀死对方。一窝五、六只鸟蛋可能只有一两只雏鸟存活。父母不干预兄弟姐妹互相打架，只是袖手旁观。

亲缘选择论点，是后代要求的亲代投资是多於父母愿意给出的，因为双亲各自与所有后代都有有 50%的关系。后代与本身有 100%的关系，与兄弟姐妹有 50%的关系。因此，从这一假设可以看到父母和子女之间的明显冲突；这得到广泛确认。

通常在断奶和孵化时，子女在抱怨，而父母把它们推开。在这类型的冲突，黑猩猩母亲胜出。这种情况应视为子女的要求是超出父母的最佳投资水平和减少父母的适应度。这种情况不是很常见。

在昆虫纲的群居膜翅目，例如各种蜂和蚂蚁，群体的性别比例对子女而言是最佳比例，不是父母的最佳比例。群居昆虫应有什么性别比例，有相当复杂的理论，这是基於工人的利益，相对於女王和国王的利益。一些群体的性别比率是向工人的利益倾斜。所以有时子女似乎能够控制亲代投资的这方面。

另一个预测是子女要为需索的的水平土而付出巨大的代价。所以你应会看到子女努力尝试，直至到某一程度要为此以本身适应度付出代价，以争取更多亲代投资，可说是勒索父母不要投资於其他子女。这方面的数据很少。



Bob Trivers 是哈佛大学的毕业生和初级研究员，这位有小孩的年轻父亲想出了这个亲子冲突 parent-offspring conflict 理论。

上文提到猛禽的亲子冲突，雌性鬣狗也有类似的行为生态学和演化生态学

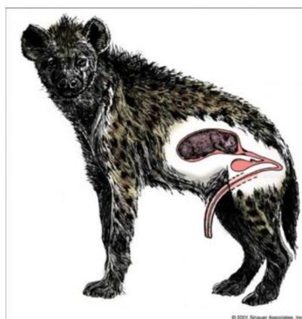
情况。





229

鬣狗是雌性生殖主导。在出生后第一周，姐妹互相恶毒斗争。昨晚我才知道南欧猞猁也是同样情况。南欧猞猁是频临灭绝的猫科动物，只剩下二百多只[230]。保育生物学家遇上的困难是即是雌性猞猁在养殖基地诞下幼儿，幼崽一个月大就开始互相残杀，大概持续一个月，通常只剩下一个幸存者。



鬣狗（土狼）有同样的情况。看来这是睾酮的过度表达。Lawrence Frank 和其他人测量怀孕期的睾酮水平，测定在过度表达，导致雌性鬣狗长出模仿性的雄性生殖器，作为主导优势的信号，影响交配和生育。

雌性鬣狗的生殖道有大幅修改。因为睾酮的过度表达，阴蒂的发育被修改。一群成年鬣狗中，占主导地位的雌性领导群体，统领其他雌性，雄性的行为颇为温顺。一般是主导雌性霸占了大部份生育，这是生殖抑制。



生殖抑制 reproductive suppression 的另一例子是矮猫鼬。矮猫鼬是群居动物，一般有八至二十头生活在一起。占主导地位的雌性占去大部分的生殖。它们是贪婪的食肉动物。可以吃蜥蜴，蛇，蜘蛛和蝎子。如下属雌性犯错，意外怀孕，生下幼儿时要面临女领袖的处置。她要把幼儿奉献给女领袖，幼儿被处死。

229 http://www.free-extras.com/search/1/iberian+lynx.htm

230 译注：教授原文是一百只，数字依据 http://ngm.nationalgeographic.com/2010/05/iberian-lynx/holland-text 更新。

这样的事情刚好是红背蜘蛛雄蛛自杀的翻版。在这样的生殖制度和生态限制之下，雌性要在群体中生活，又想生育下一代，唯一办法是活得长久，日后成为领袖。

矮猫鼬要活下去，不可能离开群居集团。如因为怀孕而被迫离开，只会母子皆亡。她必须忍辱偷生。这可能不是最佳方案，但下属雌性没有其它选择下。矮猫鼬看起来很可爱，想不到竟然有这些事情。



狐獴是亲戚，也有类似的行为。通常领导族群的最高阶级配偶才有权生殖，并会在正常情况下杀光所有不是亲生的幼崽以确保本身的后代有最好的生存机会。Tim Clutton-Brock 研究这些高度群居的狐獴。从人类的角度看，这些可爱动物的小脑袋怎么充满著惊人的暴行和罪恶？

亲代照护的回报

回到原来的话题：亲代照护有什么好处和代价？好处当然是后代的存活，代价是亲代的存活。从吸盘圆鳍鱼的例子可见父亲为了保护孩子而死。

物种之间为何有这么大的差异？这是因为在不同环境中，天敌和寄生虫疾病有不同的发生率，塑造物种生物学的演化继承也是不同，所以用心特别照护少数子女和粗心照护众多子女的得益有所不同。

幼儿生活的环境不是由大自然硬性规定，而是因演化而构造。有许多事物曾共同演化，创造出无论回报是大或小的情况。

为何在某些情况下，是由雌性，雄性或两者共同照护？体外或体内受精是非常重要，可以解释鱼类的许多情况。鸟类和哺乳动物类的情况是因为群居的演化，有性别选择的生育系统的演化等等。鸟类和哺乳动物都是体内受精，解释谁来照护幼儿必然有其他原因。

父母为何有时会杀死或忽视子女？演化论或适应论的简单标准解释：这是为了提高终生的生殖成功，意味著必然有一些非常耐人寻味的权衡取舍，以及社会和生态的一些非常强大制约，否则不会为了长期好处和适应度而牺牲眼前的直接适应度。究竟是如何运作取决於案例。

人类现在也有这样的情况。如父母双方 MHC 基因非常相似，会引起自发性流产；人类生殖道构造是适合进行这些事情。人类文化系统也导致这种情况：社会重视昂贵嫁妆，重男轻女导致相当高的杀婴率，杀死女婴。中国男性超生估计有 30%左右，男女比例大约是 130:100，尤其在农村，城市没有那么高的比例。

这正是我的意思：究竟如何运作取决於个别案例。可以是免疫系统、遗传模式、社会制度，类似猛禽之类。可以是因为食物供应等等。下一讲讨论替代育种策略。

阅读

不知名作者：台灣鳥類合作繁殖的研究

丁伟:　黑白仰鼻猴的觅食生态学、社会组织和保护生物学

殷宝法、魏万红、张堰铭、曹伊凡、王金龙：小型哺乳动物的繁殖投入与繁殖成功率

第三十五讲：另外的繁殖策略

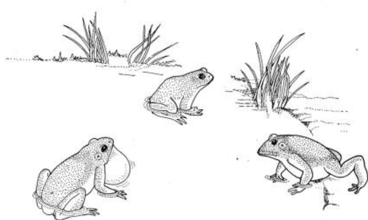
上一讲提到父母通常不干预子女之间的争斗。Andrea 读到一篇关于鬣狗的论文 White, P.P. 2008. Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, Crocuta crocuta. Behav. Ecol. Sociobiol. 62: 353-361，指出其实母亲鬣狗有介入子女之间的争吵，可能是因为在某些季节能够得到足够食物。

更重要的讯息是我很感激有人赐教。这门课程涵盖令人难以置信广泛范围的生物学，我没有看过所有最新文献。各位在准备论文时有任何心得有教于我，为讲义多添一些资料，无任欢迎。

替代育种策略

今天谈论替代育种策略 alternative breeding strategies。今天的一些惊人的幻灯片都是围绕着一个基本想法：育种策略是以频率依赖性 frequency dependence 为依归。通常的情况是，在演化的历史中，雄性取得交配中的主导地位，他的行为和形态的演化是由有性生殖驱动。交配制度还有一妻多夫制等等。这两种情况是焦点所在，把生物学推到了一定程度。

事情一旦开始演化，有机会创造了其他选择，即是这一讲的主题：争取交配的其他方法，不同生物有很多不同方法。



典型例证是各种青蛙，不仅仅是牛蛙。雄蛙声声叫，雌蛙听到，来到池塘；雄蛙以难以置信的强壮前臂抓住雌蛙。留意雄蛙前臂与雌蛙不同。

雄蛙真的有大力水手 Popeye 的類固醇膨脹前臂，一旦它抓住雌蛙就很难撬开，因为这是他的繁殖成功的依靠。如雌蛙被锁定时产卵，雄蛙就有后代。如有小雄蛙捷足先登，大雄蛙依然会一把抓紧，把小雄蛙挤死。主导雄蛙占主导地位，雌蛙被吸引，因而为小雄蛙的另类行为创造了机会。



我在瑞士的家，邻居花园有池塘，雄蛙在那儿声声叫，雌蛙应声而至，雄蛙老实不客气跳到她的背上。雌蛙不得不背着这家伙拖拉一百米才来到池塘；在这期间，其他青蛙可能试图跳上。

驱动这些强烈行为的部分原因，是池塘的短暂生命，只在短短时间内适合蝌蚪生长。因为有这特殊情况，所以在这一两天的激烈行为令人难以置信。

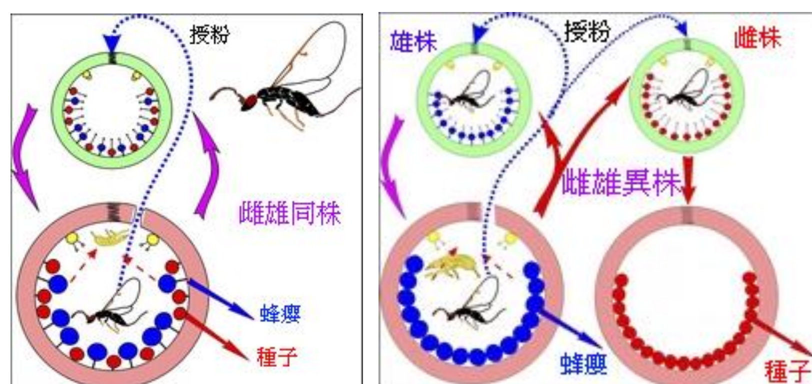
无花果和小蜂是生态与演化的奇观。我不可以说得很准确，因为事实上我认为我们知之不多。

无花果并非无花，花是开在果托里面。世上有五百多种无花果，许多是在热带雨林，是重要的生态资源；当其他树木未能提供食物时，无花果整年提供食物。每个无花果品种一般有与本身共生的小蜂品种，没有小蜂，无花果不能传授花粉。

无花果牺牲本身一些种子以养育帮忙授粉的小蜂。这显然是从祖先的情况演化而来：当时小蜂是无花果的寄生虫，造成损害，但现在已演化为复杂的互惠互利共生关系。无花果和小蜂双方的共生策略各有不同。无花果有时是**雌雄同株** monoecious，有时是**雌雄异株** dioeciou。小蜂有极为不同的策略，取决于是在果外或果内交配，有时同一小蜂品种有两种策略。

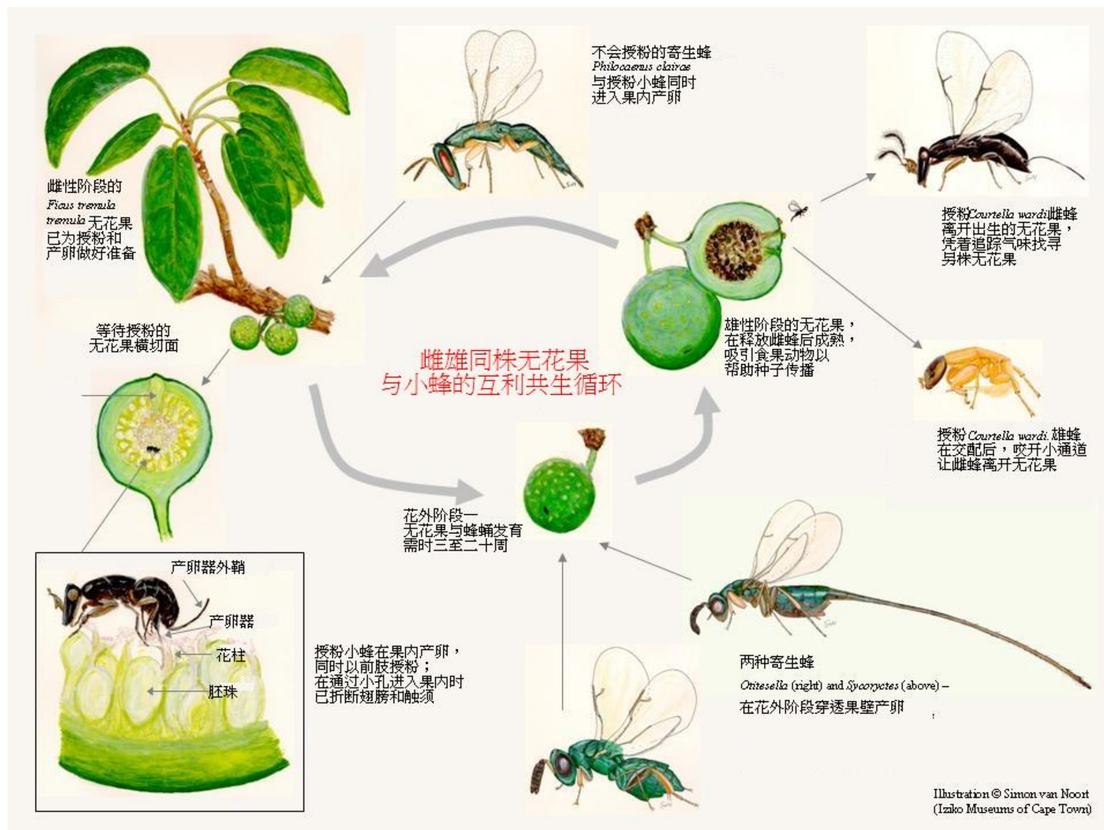


从图片可见无花果和小蜂的比例，榕小蜂非常细小。吃了有机商店的无花果，可能不知不觉也吃了一些小蜂。无花果的花柱可长可短，意味着无花果为了下一代，要制造可能成为榕小蜂目标的花朵。



不同的无花果树有各自专属的不同小蜂群，小蜂和无花果树之间的亲密关系大同小异。这互利关系的第一步是雌蜂到达内里长着几百朵小花的无花果花托，花托只有一个小洞可以钻进去。在这个过程中，雌蜂完成了自花授粉，或是带来其他无花果的花粉完成授粉。雌蜂在雌蕊的子房产卵，然后死去。

无花果是一种榕果，分为雌雄同株与雌雄异株两类。雌雄即使同株，其两性的生殖功能阶段有时间差距，约为三至二十星期。授粉的小蜂寿命只有几天，所以实际上是小蜂的后代传播花粉。雌雄同株的雌果部分发育成种子，部分形成**蜂瘿** gall。雌雄异株，则是雌果产生种子、雄果产生花粉和蜂瘿。植物组织受昆虫分泌物刺激，细胞加速分裂而长成虫瘿这样的畸形构造。小蜂刺激无花果，形成蜂瘿。



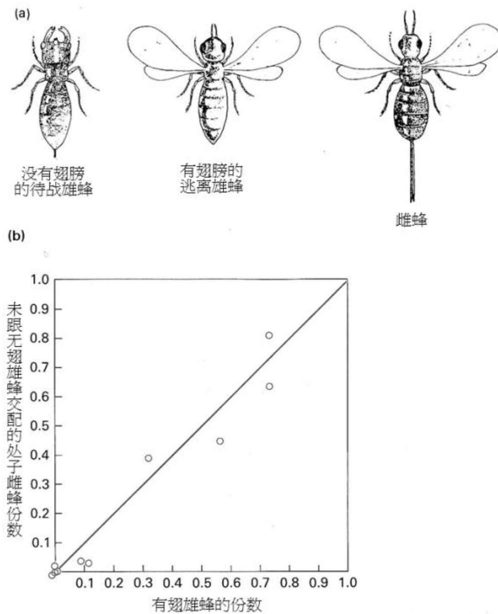
无论是雌雄同株或是雌雄异株，小蜂幼虫终生住在蜂瘿，在其内成蛹。孵化的全盲小雄蜂没有翅膀、在果内寻找还躲在蜂瘿的雌蜂，交尾器插进去让雌蜂成孕。雄蜂同心协力把没有出口的无花果咬开一个通道亡（有些品种有天生通道)，让稍后羽化的雌蜂顺利出去。雄蜂完成任务后就死去。无花果的雄蕊长在通道附近，雌蜂出洞时沾附花粉后飞走，找寻新株产卵，开始另一循环，也帮助了授粉。

雌雄异株的无花果情况稍有不同。雄株的花柱短（上页右插图的蓝色花柱），方便雌蜂产卵。雌株的花柱长于雌蜂的产卵管，雌蜂因而无法产卵，但身上携带的花粉可以让雌花授粉结果。雌蜂没有学会避开对已无益的无花果雌株，因为无花果的雌雄两种果实，其颜色、大小和气味都是差不多。

小蜂在无花果内完成生命循环，尤其不见天日的雄蜂。无花果利用雌蜂授粉。双方形成「互利共生」的共生关系。

除了授粉的小蜂，寄生蜂也是以无花果为家：有些以无花果为食物，有些捕食小蜂。寄生蜂的雌蜂的产卵方式，是在无花果外钻洞把卵子放在里面。在无花果树分布密度低的地方，无花果内可能只有一只雄蜂，没有雌蜂。雄蜂长出翅膀，飞出去寻找配偶。在无花果树集中的地方，雄蜂不用飞，但要面对同住的其他竞争者。雄蜂会互相仇杀，往往最后只剩下一只雄蜂。

无花果有两种方法生产种子：一种方法方便小蜂，另一种孕育新一代的无花果。这关系真复杂。



另一方面，雄蜂也可以有不同的交配策略。一些雌蜂在离开无花界时未经交配；若是雄蜂也逃离，就无需为了找寻配偶而与其他雄蜂生死博斗。但两种策略有非常强烈的形态权衡取舍，不可能二者兼得，只能二取其一。每个策略有多少好处取决于当地的生物学。有多大的可能性雌蜂在离开密封的果实前依然是处子？这就是频率依赖性。

生物的形态彼此不同。这是生殖策略导致的变化，造成重大的形态变化。



從演化和發育的角度來看，小蜂的演化很完整，因爲所有這些形式都是來自一基因型。雄性是單倍體，雌性是二倍體，都有相同的基因型，可能只是一個有兩個等位基因的常染色體就決定是那一個類型：飛離巢穴或是留在那裡打架。

看过了牛蛙和小蜂。牛蛙的生物学相对简单，而小蜂的生物学几乎是任意的复杂。两者都为雄性的交配策略创造了替代方案。背后的推动力量是事先有非常发达和演化的生物学，替代方案已经暗藏于内，可以想象这些替代方案是先前条件下的寄生虫。

鱼类的交配策略和亲代照护方法是最多元化和广泛。调查雄鱼的交配策略得出以下的定义。

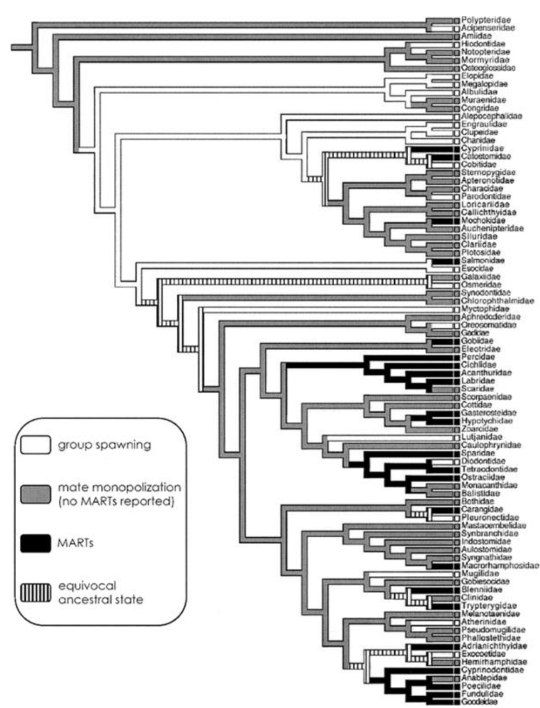
寄生型雄鱼的生殖行为有三种不同类型：偷摸潜行、模仿雌鱼、海盗恶霸。偷摸潜行者利用速度或隐身来接近产卵的雌鱼，不一定看来像雌鱼，只是在四周流连，一旦雌鱼开始产卵，就窜然而来。

有些模仿雌鱼，欺骗保卫领土的雄鱼；如附近有雌鱼走进来，模仿者会露出真面目，释放精子而不是卵子。惊奇，惊奇。

海盗式雄鱼是大恶霸，让其他雄鱼清理地盘，建立巢穴，做足功夫以吸引雌鱼。一旦雌鱼进入，恶霸就跑进来，以势凌人，赶走弱者。

也有合作性雄鱼生殖行为。体积较小或竞争力较弱的雄鱼成为「卫星雄鱼」，伺机争取繁衍后代的机会。卫星雄鱼可以显示和协助防卫领土和亲代照护。这不必然完全是短期，自私的剥削；可以有合作的交配，如是双赢局面，这情况会稳定下去，各方在相互作用中各取所需。

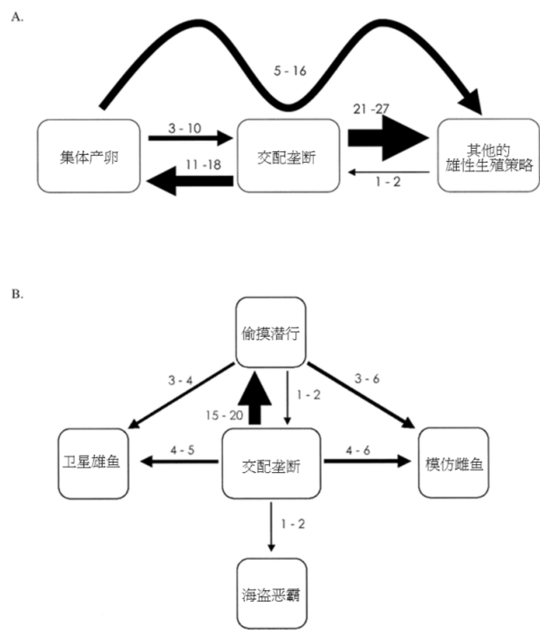
只是看看卫星雄鱼、偷摸潜行和模仿者这些形态，一般都没有警卫和海盗的性别选择饰品。海盗和警卫在形态上没有很大区别，但行为上有区别。



这是不同生殖策略的发育系统分布。白色是集体产卵，灰色是交配垄断，又没有其他的已知方案；条纹是模棱两可，尚未解决的祖先情况；黑色是有不同的雄性生殖策略，为数不少，包括一些鲤科、一些虾虎鱼、唇鱼和丽鱼等等。

要点是鱼类有很多不同情况，从系统发育树的黑色零散分布，可见多个品种各自独立又多次聚集在多种雄性生殖策略。

通过系统树分析，一般假设是从交配垄断开始：一个守卫的雄性和一个雌性。然后可能是在祖先情况中出现了集体产卵的一些演化，似乎出现了有一些过渡至不同的生殖手段。



各种生殖策略中，看起来最常见的是偷摸潜行策略。这似乎是最轻松，至少是最常见的演化过渡。从偷摸潜行或配偶垄断，可以得出模仿雌性和卫星公鱼，然后是合作策略。海盗恶霸不是那么普遍。



以下逐步分析一个案例，比简单情况更为复杂，但案例中可计量的东西是颇为简单。本系的 Suzanne Alonzo 的博士论文和博士后都是研究生活在地中海的濑鱼。她交给我这些幻灯片。

这案例是关于雄性筑巢和亲代照护。雄性守卫建立巢穴需时约十天。巢穴约三分之一被遗弃，可能是因为有种内或种间互动。雌鱼选择在那里产卵，不是选择雄鱼的巢穴。雌鱼选择的地势可能有一条或多条雄鱼。



圖（一）是雄魚在海藻中築巢，已經清理了一個洞。圖（二）的雌魚在巢穴之上遊弋。圖（三）是模仿雌魚的偷摸潛行者，在巢穴附近經常有二至十條偷摸潛行魚在閒蕩。

Suzanne 简单的利用演化博弈理论提出问题：应否担当守卫或是偷摸潜行？换句话说，应否把精力投入到守卫巢穴和雌鱼，或是尽量提高精子生产？这基本假设是成本效益分析。

守卫巢穴假设是可以降低精子竞争的风险，濑鱼是体外受精，因此雄鱼精子成功完成任务的概率，是与精子在一堆精子云所占的频率有直接关系。

守卫雄鱼不知道是否身处于精子竞争，因为模仿雌鱼的偷摸潜行者看起来很像雌鱼，守卫只是看到四周有几条雌鱼，很难知道对方是否真正雌鱼。偷摸潜行者心知肚明，知道正面对精子竞争。这例子说明行为生态学家是这样考虑问题。

利用笛卡儿还原法（归约法），可以算出归因于守卫的生殖成功。

$p_G (S_G/(S_G+S)) + (1-p_G)$

pG =精子竞争的风险；SG=每次交配时生产的精子；(SG+S)=其他雄鱼的精子竞争；(SG/(SG+S))=受精卵子的比例；(1-pG)=没有精子竞争的概率。

归因于生产精子的生殖成功：$p_S (S_S/(S_S+S)) + (1-p_S)$

p_S =精子竞争的风险；S_S=每次交配时生产的精子；(S_S+S)=其他雄鱼的精子竞争；$S_S/(S_S+S)$=受精卵子的比例；$(1-p_S)$=没有精子竞争的概率

守卫雄鱼要考虑体内分配的这两种可能性：何时从守卫得到的好处是大于生产精子？简单说法：守卫的相对成本要少于生产精子的相对成本。

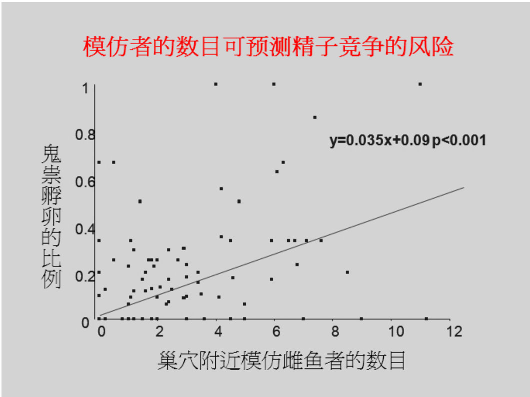
如 $p_G (S_G/(S_G+S)) + (1-p_G)$ 大于 $p_S (S_S/(S_S+S)) + (1-p_S)$ ，简化为 p_G /p_S 小于 $(S_G+S)/(S_S+S)$ ，那么守卫是有较高成功率。p_G /p_S 是守卫交配的相对成本，而$(S_G+S)/(S_S+S)$是生产精子的相对成本。

列出方程式，不是要求各位写下来或复制，或者认为这是最佳算法，而是指出遇上新问题时，利用用非常简单的逻辑，尽量保持简单，看看简单逻辑是否有任何意料之外。

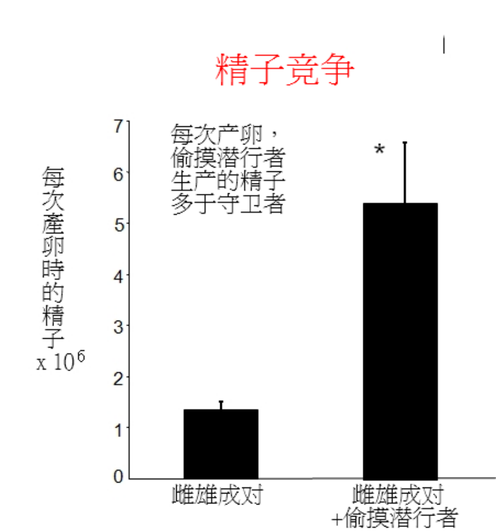
希望以上的评论激励人心：在这些情况下，简单逻辑已经很管用。科研不必然是基于人们不能明白的隐晦技术。



从代数回到鱼类，以美国红鱼为例，筑巢的雄鱼不知道是否面对精子竞争，但模仿雌鱼的偷摸潜行者心知肚明。受精率约为 100%。因此，筑巢的雄鱼能够通过守卫交配降低精子竞争的风险。



有真正的证据。直轴是鬼祟孵卵的比例，横轴是巢穴附近模仿雌鱼者的数目。从数据可见：鬼祟孵卵的比例是随着模仿者数目而增加。



这些数据是每个鱼卵的精子数目，以百万为单位。

如只是雌鱼和雄鱼单独成对产卵，雄鱼产生的精子相对较少（右柱）。偷摸潜行者会生产较多的精子。左柱是一对雌鱼和雄鱼，另加一偷摸潜行者。偷摸潜行者不用花精力于守卫，可以生产更多精子。

守卫雄鱼有主导地位，体积又较大，通常更接近雌鱼，他的 150 万个精子实际孵出的后代是多于偷摸潜行者的 500 万个精子。

守卫雄鱼投资于守卫，回报是高于分配给精子的好处。模型预测守卫雄鱼应有较高的生殖成功，资料来自比上一图表更多数据的分析。

偷摸雄鱼其实是尽其所能，做好一份坏透了的工作，他们的交配成功率忽高忽低。偷摸雄鱼在生殖季节中游走于人家的地盘，一而再，再而三尝试偷袭，但能够成功向卵子授精时多时少，差异很大。守卫雄鱼的成功率较高。

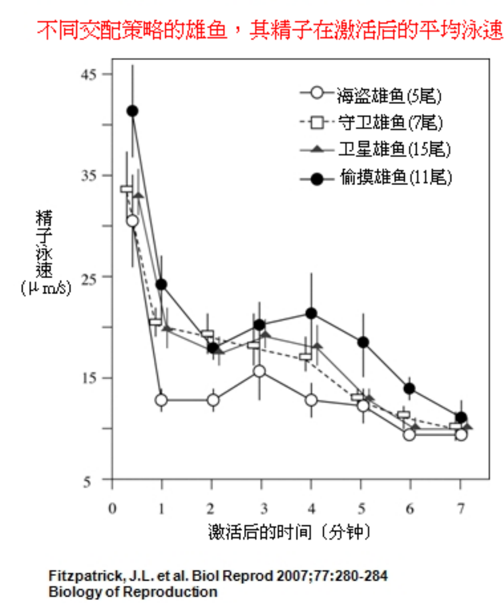
这是有趣的世界观，我认为这是利用博弈理论分析频率依赖得出的基本观点。这世界没有最佳的解决方案，这世界有失败者，有冲突。

在这个交配系统中，必然有长期冲突，基本上是因为越多守卫雄鱼，偷袭者就有更多机会；越多偷袭者，偷袭者的交配成功率降低。因此，这情况会维持中度频率，但永远不会消失。



这是不错的栖息地。水质清彻，相当寒冷，约 18 至 20℃。很适合观察。

在过去二十年，行为生态学最为强调的有趣部份是配子的行为生态学。精子的替代策略，卵子的替代策略，都是这一回事。是否真正看到替代策略反映在精子的层次，以及成体的层次？



Fitzpatrick, J.L. et al. Biol Reprod 2007;77:280-284
Biology of Reproduction

这是非洲中部坦噶尼喀湖一个丽鱼品种的个案：生存在贝壳的饰圈沼丽鱼。采取不同策略的雄鱼生产的精子其实有不同的泳速。

从图片可见：精子在第一分钟的泳速是最快，说明开始时消耗的能量最多。在随后的五，六分钟，偷袭者的精子似乎维持较佳状态。

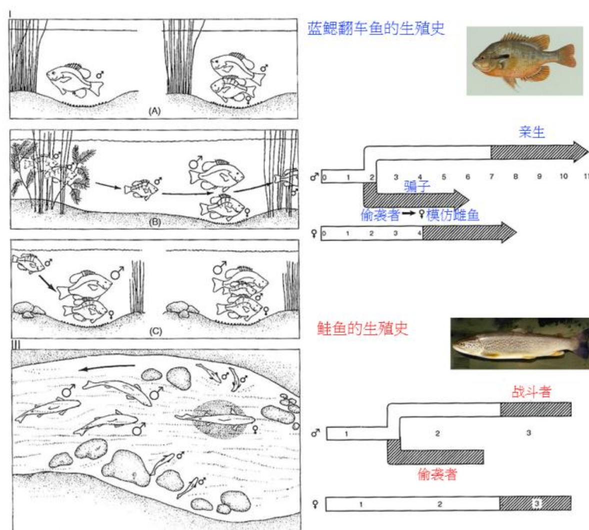
这情况很有趣：整个生物的替代形态和行为，是关系到在配子层次的泳速变化水平。这方面没有多少研究，我认为还有更多事情我们不知道。

[231]

[232]

[231] http://i.treehugger.com/images/2007/10/24/Bluegill%20Sunfish%20subs.jpg

[232] http://latimesblogs.latimes.com/photos/uncategorized/2008/04/07/chinook_salmon.jpg



其他鱼类的情况又怎么样？雄性有替代生殖策略，有很多文献。经典例子有蓝鳃翻车鱼（左图）和美国西海岸的鲑鱼（右图）。

这些数字实际上是以年计算。翻车鱼相当长寿，雌鱼长大至成熟需时四年左右，然后大概有三至四年的生殖生活（灰色范围）。雄鱼长至一岁左右要作出决定：或是成为偷袭者或模仿雌鱼的偷摸潜行者，或是多用五年时间成熟成为占主导地位的守卫型雄鱼。

蓝鳃翻车鱼建筑挖巢穴，雄鱼守护卵子。雄鱼与雌鱼交配时，分别排出精子和卵子；偷袭者这时跑进来，走在它们的中间，也排出自己的精子。

西岸鲑鱼的体积和生命史的差异更是戏剧性。雄鱼也是在一岁左右要决定或是留在溪流或是去大海闯荡。鲑鱼溯河产卵，春天时在溪流的水流通畅的砾石中产卵。卵子孵化后，不同品种留在淡水的时间长短不一。

许多会回到大海，很危险的路程，要经历下游的天敌；进入北太平洋，还要面对海豹和杀人鲸鱼等等食客。成长中的鲑鱼从加利福尼亚州到阿拉斯加州的任何河流去到阿拉斯加湾，旅程足足有三千英里。得到的回报是快速发育，可以吃到淡水没有的海洋生物，当然要冒上巨大的死亡风险，才能赢得快速发育的效益。雌鱼长大后，回到溪流，逆流而上筑巢。

鲑鱼有奇妙的归巢能力。据计算，鲑鱼沿着大河向上游，可以嗅出不同支流的气味，左右鼻孔可以检测出一个分子浓度的差异。鲑鱼沿着正确路线回流到特定的地点筑巢。鲑鱼能够推开石块，挖掘筑巢产卵。有同样经历的雄鱼也来到了，回家孵卵。潜伏在附近的是没有到过海洋的偷袭者，瘦小的小家伙，从来没有承担风险，偷偷走进去孵卵。

雌鱼释放的卵子掉在产卵场的砂石，实际上是在体外受精，这不是容易控制的。毫无疑问，远洋归来的大雄鱼恼火这些小家伙偷窃了交配。但偷袭者体型小，可以藏在矶石。

实际上这是稳定的多态性。没有雄伟的雄鱼在旁守卫，雌鱼不会排卵。这些小家伙不会引起雌鱼有什么反应。因此，守卫雄鱼的存在是为偷袭者创造机会。



事实证明十六个不同品种的粪甲虫也有偷袭者和守卫者。偷袭者有较大的睾丸，而偷袭者的频率影响了雄性排精的代价。守卫雄性看到附近有偷袭者，就投入更多于排精。

一直都在谈论雄性，没有谈论雌性，因为一般是雄性离开的。在什么交配系统中，雌性有可能发展出另外的生殖策略？

[233]

一妻多夫制。这是亚马逊河的水雉。她的领土约一英亩，统领四，五头负责孵蛋的雄鸟。在这种情况可能会演化出雌性的替代生殖替代策略。事实上，在动物世界中一妻多夫制是如此罕见，所以证据非常少。但抽象的想法认为在那种情况下是可能发生。另一种情况是文化演化。历代皇朝的后宫中，有许多女性的不同生殖策略。

频率依赖性

替代育种策略的主要问题是频率依赖性的概念。这是终生要记住的重点。那就演化很好塑造了守卫雄性和雌性，就形成了焦点，为与频率相关的少数人行为创造了机会，例如偷袭式或海盗式或模仿雌性。

依赖的条件已经很好的建立。我提到鱼类在一岁左右要决定或是长大成为守卫者，或是偷袭者，或是模仿雌性；这往往取决于当时的情况条件。当时是否长大，还是发育迟缓？如鲑鱼或翻车鱼长大的情况优胜于人，极有可能立志长大后到海洋历险或是多等待五年成为守卫者；如发育情况不佳，将致力模仿雌性或成为偷袭者。

重要的是要看到这是一个依赖某些条件的策略，这可能取决于很多东西，不必然是取决于某一个体的某些遗传质量，可以是依赖成长历程，当地环境，以及导致发育快慢的种种原因。在这种情况下，条件依赖性是证据确凿的。

雌性的选择往往是没有答案的问题。你可能会认为雌性可能偏爱两种雄性形态其中一种，但事实上我认为，如果细想一下，雌性选择可能不是有很多理由。雌性有几千年的演化史，告知她如何决定。是否会偏爱守卫型或偷袭型。超级雄性会更成功，有办法令卵子受精，因为超级雄性的适应度更高，希望儿子也是这样的适应度。

但守卫型和偷袭型这两个型态的频率依赖又是什么一回事？假设两者处于演化均衡。

[233] http://chandra.as.utexas.edu/~kormendy/SouthAfrica-w/AfricanJacanaJ-3546w.jpg

彼此的相对适应度应该是相等的。这两个家伙因为频率依赖的过程已经走到了演化均衡，如何从中选择？答案是与演化没有关系。两个家伙会得出相同数量的后代。这因素稳定了这种互动。事实不是雄性互相竞争，而是竞争已经到了均衡点，雌性没有任何理由要偏爱任何一方。两者会给出相同数量的后代。

雌性是否更愿意和强势雄性交配？只会在遇上强势雄性时才产卵，而不是遇上弱势雄性？

雌性的演化史开始时，已经是雄性分强弱的情况，所以雌性没有偏好，因为她们的目的只是产卵，只有守卫型能帮忙。从这意义来说，雌性会偏爱守卫型。

但在实际的交配情况，雌性只能在身边的小空间活动，周围有一位守卫和许多偷袭者，雌性懒得理会。因为无论卵子由谁授精，卵子终会落入由守卫照护的巢穴。

因此，精子的适应很有趣，越来越清楚，对配子的演化越来越多文献。事实证明，配子演化可以是相当复杂。有些概念提到神风自杀式的精子，或精子本身在女性生殖道分裂成不同策略等等。这是有趣的研究题目。

下一次是最后一讲，谈到自私，利他主义和合作。

第三十六讲：自私与利他

这一讲以生态学和演化一些最有趣，最微妙和最深切的问题来结束课程，总结演化，生态和行为这些领域。

讲座先提出亲缘选择可能导致利他主义和合作的演化，以及其他的观点，目前的情况更加微妙。目前，我们对没有关系的个体可以合作，有很好的解释。

这条研究路线是由达尔文的诚实声明所挑起；我相信透明和理智诚实的科学家都应该这样。他说明他愿意放弃他的理论的条件：如能够证明个体多次牺牲自己的适应度以提高他人的适应度，就应该推翻天择理论。这自然地引人注目。这一讲给出逻辑和结论：如只是头脑简单的相信十九世纪中期的天择理论，不可能有利他主义和合作。

导致生殖成功的基因预期会在种群中增加频率；如基因导致削弱个体适应度的行为，反而提高没有这基因的其他个体的适应度，这基因不应该持续。这是否意味不可能有合作和利他主义？



早期的另一种解释侧重於**群体选择** group selection，标志性的例子是苏格兰红松鸡。群体理论声称红松鸡会限制本身的繁殖，避免过度消耗粮食供应，从而保存整体种群。这样一来，问题是「为何个体不应该减少生殖，从而避免过度消耗食物供应？」

问题在於任何单一个体为了造福整体种群，但是以本身的后代为代价。大众得益，但成本由单一个体承担。任何自私的个体决定不遵守，不减少生殖，将从中受益。其他人减少生殖，它得到更多好处。

因此正如演化博弈理论所见，罕见的群体选择**利他主义** altruism 是不会入侵的。这不是演化的稳定策略，不能抵抗自私的替代品入侵。因此，群体选择的解释在逻辑上是错误。这并不意味著群体选择永远不会成事，以下的讨论会说明在什么条件下这会成事或肯定不能成事。所以这是非常类似公地悲剧。

红松鸡在人口密集减少生殖。种群密度上升，对生育率有什么影响？原因何在？这是很直接的生理反应。种群密度上升，没有多少吃的，不可以尽可能多养婴儿。秋季时种群密集，红松鸡能尽情生育，这是原因。要详尽理解批评群体选择的基础论点，才会放弃群体选择，转而寻求其他替代方案。在课程的最后一天，这又回到第一天的课程。

因此，如任何选择的过程，产生变化的能力是取决於在被选中的生物，其生殖成功有多少差异；取决於候选性状之间的相互关系，入选单位的差异（在这个案例中，入选单位是红松鸡，无论是个体或群体或整个种群）以及在各单位中该性状的遗传差异。

自私

仔细看看这些条件。个体之间的性状和生殖成功的相互关系，通常是强於其身处的群体。必须考虑个体的生殖成功是它的后代，而群体的生殖成功是群体的数量。

从统计数据可见，通常个体生殖成功的差异是大於群体之间的差异。群体的生殖成功取决於个体成员的平均生殖成功，因此通常个体生殖成功的差异是大於群体之间的差异。

个体之间的差异导致性状的遗传差异，也是多於群体之间的差异。从人类族群遗传差异的分析中可见个体之间的遗传差异有 85%，而其他的差异只有约 15%。

个体的代间时间是大大短於群体的代间时间。物种的平均寿命是以百万至千万年计。若是以群体选择的角度来看如何降低物种的灭绝速度，这是大问题，因为要百万至千万年才会有一次选择事件。在个体层次有很多，事件发生很多次，群体层次才会有一次事件发生。要点是在任何时段，个体的选择事件一般是多出很多。

这六个条件的组合，使得自私的突变体能够入侵利他主义的常住种群。这是更为精确分析十九世纪达尔文的理论：预期个体是自私的。但是，眼前所见有群体生活，集体狩猎和分享食物，警报，生殖帮工等等；这一切导致群体选择以外的替代选择：亲缘选择，惩罚，互利共生。

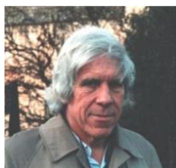
大家都熟悉亲缘选择的基本思路，有令人不安的哲学意蕴。如事关重要的不是生物成体表现型的存活，而是增加个体基因的频率，那么个体为此而牺牲是值得的，让更多基因副本进入下一代。

遗传必须权衡成本和效益。基因不仅存在於个体，也是存在於其亲缘。如个体能够帮助其亲缘存活和生殖，回报是大於成本；那么就会选择这种行为。回报是增加了亲缘的适应度，成本是捐赠者降低了适应度。

r 是关系系数。生物与亲生兄妹姊姊的关系是 0.5，与母亲的关系是 0.5，与子女的关系是 0.5。然后算出：与堂兄弟姊妹的关系是 0.125 等等。这就是关系系数 r，即是捐献者的基因与受惠者的基因因为有共同祖先而相同的概率，数值介乎 0 和 1 之间。

B = 利益=因这行为亲缘的适应度的提高；C = 成本=因这行为捐献者的适应度降低；本身的亲缘关系=1；捐献者帮忙的条件是 B/C >1/r 或 B*r > C*1。然後，幫助的條件是(B 除以 C)大於 1 /r，或 B*r>C。

文字说法即是：〔(因这行为，亲缘适应度的提高）X（亲缘关系)〕大于〔(因这行为，捐献者适应度的降低）X（本身的亲缘关系)〕



这个非常简单的不平等方程是非常有力的概念源自 Bill Hamilton。他在 2000 年去世，我之前提到 Bill 曾在刚果研究，看看艾滋病是否通过脊髓灰质炎疫苗进

入人体。他是很有创意，反传统的科学家，是过去百年演化生物学的重要人物。

利他



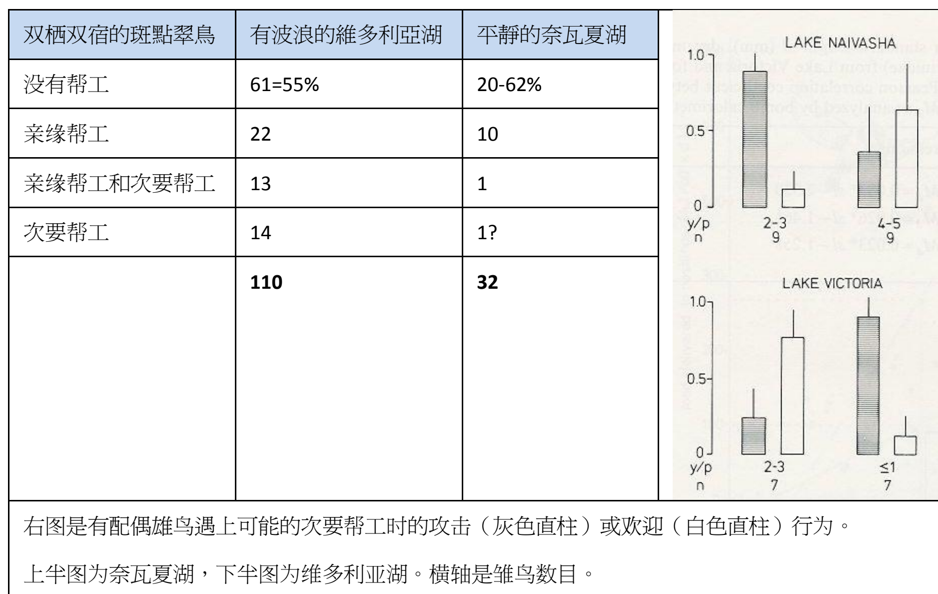
人们认为可能是亲缘选择的一些性状：警报，护卫，帮助照护鸟巢和抑制生殖。早期的研究对比松鼠（左图）和旱獭／土拔鼠（右图）。研究是基於两者群居组织的差异，以及某性别与亲缘接近的概率。雄性松鼠四处流浪，雌性逗留在地洞附近，负责发出警报；她们一般在子女受到威胁时发出警报，有时子侄受到威胁也会发出警报。这是因为雌性不会走得很远，子女和子侄等等都是住在邻近的洞穴。雌性成体负责站岗，发出警报。

旱獭是相当不同。旱獭是一夫多妻制。雄性坐在岩石上，一群雌性生活在岩石里面；雄性知道岩石里面的子女都是自己的骨肉。因此，在这情况下，雄性负责发出警报。

松鼠和旱獭的生理大致相同，但松鼠由雌性负责发出警报，旱獭由雄性负责。这对比说明情况是与亲缘关系颇有紧密关系。所以，可能要考虑亲代照护的证据是否亲缘选择的证据，还是个体完成生殖的行为。我没有答案，但这是一些早期使用的证据。



也许更有说服力的一点是巢穴帮工。有相当多鸟类有巢穴帮工。这里有四个：斑点翠鸟（斑翡翠），佛罗里达州丛鸦，橡子啄木鸟和白额蜂虎。Ueli Reyer 在东非研究维多利亚湖和奈瓦夏湖的斑点翠鸟。



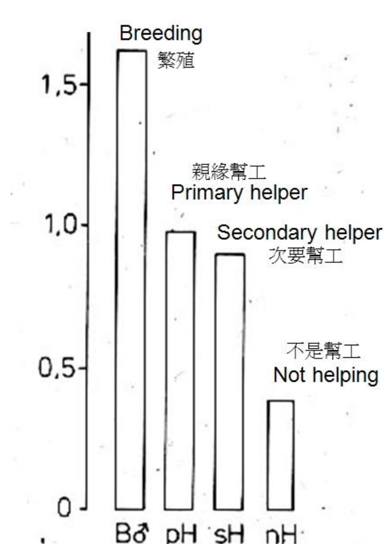
双栖双宿的斑點翠鳥	有波浪的維多利亞湖	平靜的奈瓦夏湖
没有帮工	61=55%	20-62%
亲缘帮工	22	10
亲缘帮工和次要帮工	13	1
次要帮工	14	1?
	110	**32**

右图是有配偶雄鸟遇上可能的次要帮工时的攻击（灰色直柱）或欢迎（白色直柱）行为。

上半图为奈瓦夏湖，下半图为维多利亚湖。横轴是雏鸟数目。

他对比这两个地方的理由是一个湖波浪涌起，一个湖水平如镜。湖有波浪，觅食困难，哺养幼儿要有帮手；湖水平静，觅食容易，不需要那么多帮忙。亲缘帮工是年长的哥哥或姊姊；次要帮工没有亲缘关系。在平静的奈瓦夏湖，没有帮工的巢穴比例较高。亲缘帮工不是很常见，几乎没有次要帮工。从奈瓦夏湖的数据可见一窝只有两、三头雏鸟，次要帮工不受欢迎；一窝有四、五头雏鸟时，帮工较受欢迎。在维多利亚湖，有两、三头雏鸟的家庭欢迎帮工；如雏鸟数目较少，帮工受到攻击。在这案例，帮工是否受欢迎取决於雏鸟数目。次要帮工为何愿意效劳？这是为了将来接收鸟巢的地点。

斑点翠鸟在悬崖筑巢，可以利用的悬崖栖息地实在不多。翠鸟很努力在悬崖挖出一米长的洞穴，在巢穴后面下蛋；能够接收筑巢地点就事半功倍。因此这系统有生态上的约束，而且与关系的程度有相互关系。



种群中有不同类型的角色：繁殖，亲缘帮工，次要帮工和不是帮工。要有多年观察才可以计算鸟类一生从亲缘得到的直接和间接的适应度。左图的数据说明繁殖优胜於帮工。

帮工比不是帮工更有好处，因为可以接管巢穴。帮助亲属比帮助陌生人更有好处。正在生殖的鸟夫妻只会在有真正需要时才会接受帮助，因为外来帮工可能变得沮丧和不安，试图赶走主人，方便自己生殖。





群居食肉动物的情况很有趣，这些都是生殖抑制的案例。非洲猎狗，土狼和无毛鼹鼠这些群居群体通常一起觅食，占主导地位的雌性一般独霸全部生殖。

群居带来免受天敌侵犯的保护，大部份成员一般有亲缘关系，但接受非亲缘成员加入。因此群居食肉动物是有亲缘选择，暗示有为了亲缘而自我牺牲。

以基因为中心求解释演化，有什么最好的证据？从亲缘选择可以看到一些证据，这似乎有时是成立的，但还有其他解释。

真正有说服力的证据是天择对基因发挥作用，不是对个体发挥作用；这是衰老的演化理论和所有支持的广泛证据。为了种系（以后的子孙）而牺牲细胞本体（成体）。

有大量实验证明这是确实的。已经完成对负鼠，果蝇，蠕虫，细菌的研究。有演化实验证实这想法。我认为总体来说，演化影响基因这观点有很好的支持。这并不意味著亲缘选择是错误的，只是意味著更加确信衰老的演化理论是正确的。

亲缘选择

几乎所有行为生态学学者都承认亲缘选择是重要的。我强调这点，因为在我经历的科学时期，这些都是替代解释，而证据正在积累；显然对比松鼠和旱獭（土拨鼠）不是必然令人信服的证据，因为另一解释是这只是完成生殖行为。从那时起，我认为已经足够确认亲缘选择效应很可能是正确的。

这还是有一些问题。一些高度专工化的群居群体分工精细，广泛合作，而成员之间的关系不是比较为简单的群体更为亲密。有倾向高估了间接的适应度好处，所以亲缘选择了适应度的好处：只考虑夫妻亲代照护的直接后裔，而没有考虑侄女，侄子，阿姨，叔叔等等。

直接适应度的好处往往被低估。因此，一旦人们了解了亲缘选择，或多或少有倾向把世事硬生生塞进理论建设，在过程中忽视了一些简单的解释。想解释群居生活和合作，最好是看看一些

替代解释，因为看来亲缘选择不能解释全部疑问。Clutton-Brock 一生的事业是为当前潮流的解释给出简单的替代解释。本文的解释出自他在 2002 年在《科学 Science》296 期发表的文章。

看看群居食肉动物。如唯一幸存的可能性是生活在一起，如群体是由占主导地位的雌性领导，她有权势告知下属雌性必须留下来帮她的忙，即使她们不能有后代。因为即使下属雌性要很长时间才成长和等待领袖去世，她们的生殖机会是大於离群独处。

南非和博茨瓦纳边界的猫鼬要面对的天敌有地上的眼镜蛇和天上的各种鹰。估计离群的猫鼬活不到二十四小时，也许一些可能活上一星期，但它们要生殖就要活得更长久。因此，群居生活非常重要，即使群体是由大恶霸领导，任人欺侮是值得付出的代价。若是犯了错而怀孕，领袖会杀了她们。允许下属雌性留在群体，她们就要帮助。

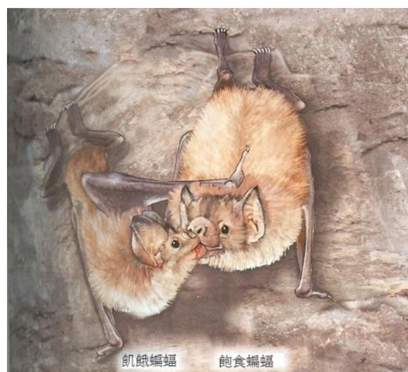
运行这个系统，基本上是生态的限制和处罚结合，而不是亲缘选择。种群有紧密相互作用，成员的成功取决於群体的合作程度，因为有双赢互动而出现合作，即使成员之间没有亲缘关系；水涨众船高，才可以改善群体的整体成功。

群居食肉动物还有另一些问题。群体规模提升了成员的追赶，生产或守护食物的能力，也增加了发现和抵御天敌的能力。当群体分裂，生殖单元离开时是五、六个一组，不只是一两个，群体的的后代会更安全，更能养育下一代，更能防御敌人和捍卫本身的领土。

不只是猫鼬如此，群居食肉动物一般都是如此。生活在小群体的个体发育速度较慢，较低存活率，较低繁殖成功。小群体经常灭绝。有人认为小群体会向没有亲缘关系的其他孤独流浪客招手，以壮大小群体。

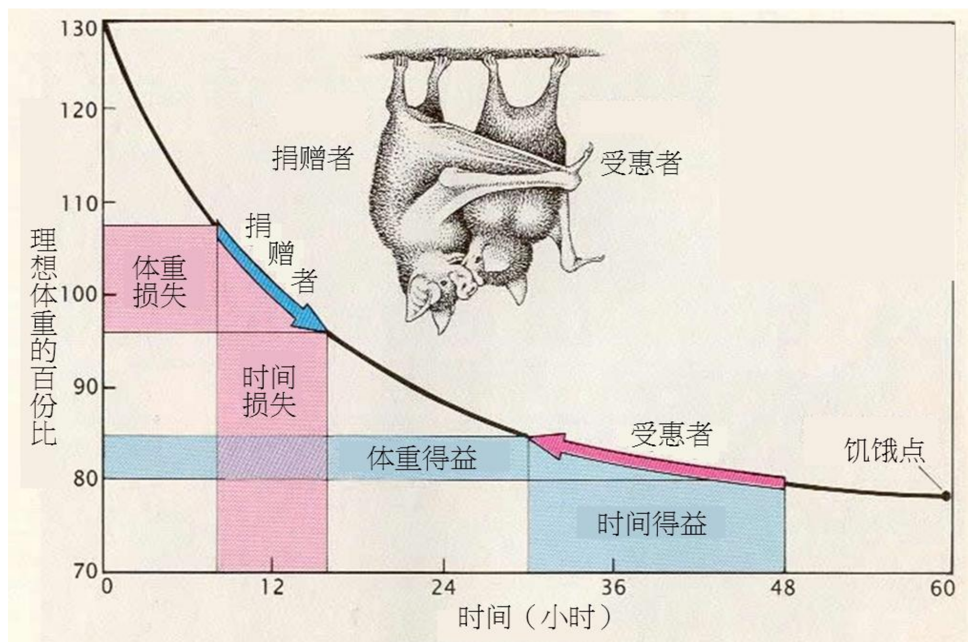
互惠利他主义 reciprocal altruism 是没有亲缘关系的个体彼此合作。基本思路是双赢互惠：你帮我，我帮你。这样一来，平等回报是很简单。参与合作得到的好处大於成本，成员当然乐於参与；如好处与成本相等，成员也乐意。

基本上这是自私的合作，双方都有好处。如双方有重复的互动，合作发挥得最好。互惠利他的物种的认知能力相当高，个体要有良好记忆力，要懂得辨认，双方要有连续的空间才有反复的相互作用。结果是长期的自我利益。



通常有作弊的不利诱因。电影中的吸血蝙蝠记得对方在本身有需要时曾否分享血液，以牙还牙。这是非常接近囚徒困境的针锋相对策略。

这里有两只吸血蝙蝠：左边是饥饿蝙蝠，右边是饱食蝙蝠。如饥饿蝙蝠过往曾经合作，这一回更可能得到回报饲食，为过往的合作行为得到奖赏。



这是研究人员的成本效益分析。吸血蝙蝠分享血液的成本效益分析，指出受惠者的好处是大於捐赠者的成本。研究人员在雌性蝙蝠外出觅食后回到巢穴时量度她们的体重，两天内每小时量重。饱食回来的蝙蝠，体重是觅食前体重的 130%，但在回巢后一小时，血液大餐的额外增重因排尿而减少一半。如蝙蝠连续两夜未能找到血液大餐，可能降至原来体重 80%。饱食蝙蝠向饥饿蝙蝠反流 5 毫升的浓缩血液，捐赠者的体重可能降至进食前体重的 110-95%，到下一次饥饿时间缩短了六小时。受惠蝙蝠的得益是 18 小时。因此受惠者之得是大於捐赠者之失。

这是为数不多的案件，非人类物种被观察到有互惠利他的行为。文学作品每多认为捐赠者和受惠者可能有比这案例更多有亲缘关系。这可能有一点儿亲缘选择元素。

帮忙行为的演化是因为...		
	对直接适应度的影响	
	帮工	受惠者
操纵	正面	正面
互利共生	正面	正面
对等互惠	负面（单一次互动）正面（长期互动）	正面
亲缘选择	负面	正面

帮助的行为可以在不同情况下解释。有些是明明白白的操纵，对操纵者有利，对帮手是坏事。那些群居猫鼬护士呆坐等待生殖的机会，基本上是付出代价；可能有一些间接的适应度好处，因为她们可能在照护侄女。如护士是主导雌性，好处更多。

互惠的互动对双方都有利，例如同吸血蝙蝠。长期互惠的相互作用是互利共生，但短期互惠的相互作用不是。后者有些像囚徒困境。如这只吸血蝙蝠只会相遇一次，就不会有任何动力为对方输血，未能挽救生命，这行为也不会被选择。

直接适应度是个体的适应度；间接适应度是通过亲缘的适应度。在亲缘选择中，受惠者得益，捐赠者损失。因此，实际上成本是以一生中子女的数量来计算，亲缘选择是以孙子的数量来计算。

负责站岗和发出警报的松鼠或土拨鼠，可以设想成本是发出警报时被捕食者卷走，死於天敌的概率较高。当然，演化已经提高这些动物的速度和智慧，尽量减少这些成本。但原则上这是对直接适应度的负面影响。

概括对合作行为和利他主义的解释，现在普遍认为确实有亲缘选择，并能解释利他主义的牺牲。许多人认为这是演化生物学在二十世纪的最大成就；起码那些关注行为和智力演化的人士认为如此。

亲缘选择被推到极限，与其他替代方案相比较，实际案例是少於人云亦云提出的说法。这是从众效应，人们推出这理论，试图硬生生把大自然塞进理论。大自然的事物不符合理论，并不意味理论是虚假，这只是说明并非所有提出的案例在逻辑上是真正具说服力。

亲缘选择的主要替代方案是个体的长期自我利益，这包括处罚和对处罚的反应，例子是吸血蝙蝠和群居猫鼬。直接影响确实是非常强大，也可以计量。个体长期自我利益对生殖成功的直接影响，是大於较弱的亲缘选择。至於双赢的互惠合作，这一讲没有时间讨论细节。

有相当多的案例是关於没有亲缘关系的不同物种，创造双赢的互惠互动。不是每个共生情况都这样，但确实有一些双赢案例。

阅读

刘鹤玲〈从竞争进化到合作进化 :达尔文自然选择学说的新发展〉

鄭谷苑〈自私基因〉

（全书完）